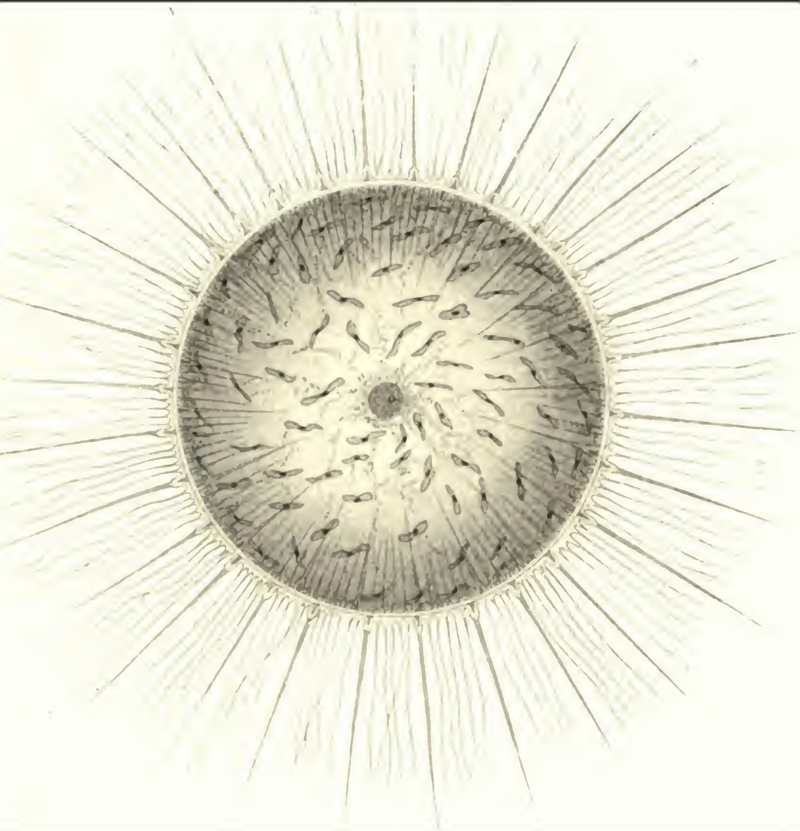


Lehrbuch der biologie für hochschulen

Moritz Nussbaum, Georg Karsten,
Max Wilhelm Carl Weber

LEHRBUCH

DER

BIOLOGIE

FÜR HOCHSCHULEN

VON

M. NUSSBAUM
BONN

G. KARSTEN
HALLE

M. WEBER
AMSTERDAM

MIT 186 ABBILDUNGEN IM TEXT

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1911

Druck der Königl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg.

Vorwort.

Die Biologie beschäftigt sich mit der Lehre vom Leben. Sie umfasst somit eine Reihe von Disziplinen, die mit der Zeit streng gezogene Grenzen erhalten haben. Sie beschreibt und vergleicht die Form und die Funktion der Geschöpfe und ihrer Organe als Anatomie und Physiologie; ordnet alles Lebendige in mehr oder minder zutreffender Weise in ein zoologisches oder botanisches System, erforscht in der Entwickelungsgeschichte sein Entstehen, stellt in der Pathologie die Ursachen und Folgen der Krankheiten, den Untergang des Lebendigen dar, und lässt in der Paläontologie die Zeugen längstvergangener Erdperioden wieder erstehen.

Die Lehre vom Leben hat nur ein Objekt; nur die Methoden sind verschieden, denen die aufgeführten wissenschaftlichen Beschäftigungen mit der lebenden Materie ihren Namen und ihr Dasein verdanken. Eine umfassende Beschreibung der lebenden Natur müsste mit allen Methoden arbeiten.

Verschieden von ihren Schwesterdisziplinen ist eine neue Art und Weise, Aufschluss über die Gesetze der lebendigen Natur zu erhalten. Sie geht der Entstehung der Formen belebter Wesen nach und muss mit dem Namen der experimentellen Morphologie belegt werden. Sie wendet, wie es die Physiologie oder Pathologie bei der Enträtselung der Funktionen des gesunden und kranken Leibes tun, den Versuch an. Man könnte glauben, es seien alle ihre Erfahrungen in dem einen oder anderen, bisher anerkannten Gebiet unterzubringen. Das ist jedoch nicht angängig. Ebenso wie die Physiologie sich allmählich von der Anatomie ablöste, ist das Arbeitsgebiet der experimentellen Morphologie so ausgedehnt und reich geworden, dass die ganze Kraft eines Forschers dazu gehört, für die eigenartigen Fragestellungen die geeigneten Methoden zu erfinden, auszubilden und zu beherrschen.

Die experimentelle Morphologie setzt in allen verwandten Disziplinen Kenntnisse voraus, um sie zur Erforschung der Formbildung auf botanischem und zoologischem Gebiet zu verwerten. Die Physiologie der Pflanzen und der Tiere und auch die experimentelle Pathologie bedienen sich des Experiments. Sein Zweck ist dort jedoch der, durch den geeigneten Eingriff die Leistungen der Organe im gesunden oder krank gemachten Leibe zu erkennen. Die experimentelle Morphologie stellt sich eine andere Aufgabe und arbeitet mit anderen

Mitteln. Sie bezieht in ihr Arbeitsgebiet alle lebenden Formen, um durch passende Eingriffe nicht die Funktion, nicht die krankmachende oder verstümmelnde Ursache kennen zu lernen, sondern die formgestaltenden, die formerhaltenden Kräfte und die Ursachen der Variation lebender Formen in der Breite des Normalen aufzudecken. —

Die in ihrer Art neue Darstellung und Zusammenfassung der Ergebnisse der experimentellen Morphologie gewährt einen Überblick über ein grosses, bisher zerstreutes Material. Es muss und wird sich zeigen, ob dieser Zweig der Biologie den anderen sich an die Seite stellen darf. Jedenfalls beschäftigen seine Fragestellungen viele ausgezeichnete Talente, und kein Jahr vergeht, ohne eine Reihe wichtiger Entdeckungen zu bringen.

Neben dem auf diese Weise streng abgegrenzten Forschungsgebiet sollen in diesem Lehrbuch die Lebenserscheinungen von Pflanzen und Tieren und ihre Lebensgewohnheiten in einer Form beschrieben werden, die die botanischen und zoologischen Systeme zwar berücksichtigt, aber nicht zur Grundlage der Darstellung wählt. Dadurch wird das sonst verstreute und schwer zu findende Material übersichtlich geordnet und muss dem Studium der Biologie in erhöhtem Maasse zugute kommen.

Inhaltsverzeichnis.

Die experimentelle Morphologie

von

M. Nussbaum,
Professor in Bonn.

I. Kapitel.

Die Regeneration.

Die Regenerationsfähigkeit der Organismen sinkt mit der Stellung im System in einer charakteristischen Curve und ist ein Ausfluss der den Zellen zukommenden Teilbarkeit. Die Fähigkeit zur Regeneration kommt allen Zellen mit embryonalem Charakter zu.

Einzellige Tiere und Pflanzen wachsen, wie dies an vielen Objekten bis jetzt experimentell nachgewiesen werden konnte, nach der Teilung wieder zum Ganzen aus und werden in ihrer Fortpflanzungsfähigkeit nicht geschädigt. Unter den mehrzelligen Organismen können im allgemeinen die im System tiefer stehenden besser Verstümmelungen ausgleichen als höher entwickelte; jüngere Entwickelungsstadien aller Geschöpfe zeigen eine grössere Fähigkeit der Regeneration als ältere oder gar erwachsene Formen. Es ist dies eine Übereinstimmung in den Erscheinungen der Lebenstätigkeit oder der Funktion mit dem seit *K. von Baer* bekannten Gesetz, das sich ausschliesslich auf die Form bezieht und eine Wiederholung niederer Formen im Entwickelungskreis der höheren Geschöpfe nachweist. Damit wäre dann nicht allein eine Wiederholung der Form, sondern in Übereinstimmung damit auch eine solche der Funktion anzunehmen. Niedere Geschöpfe und die jüngsten Entwickelungsstadien der höheren haben die grösste Regenerationsfähigkeit.

Bei der experimentellen Feststellung der jedem Geschöpf zufallenden Breite der Regenerationsfähigkeit wird es darauf ankommen zu prüfen, ob die Fähigkeit zur Regeneration der Art zugleich oder nur dem Individuum zugute komme; d. h. ob das betreffende Versuchsobjekt nach einer weitgehenden Teilung fortpflanzungsfähig bleibe oder nicht, oder ob die einzelnen Organe nur aus Resten derselben sich wieder aufbauen und die Entfernung ganzer Organe zur dauernden Verstümmelung führe; ob die Entfernung der Geschlechtsdrüsen von lebenden Wesen zwar ertragen werde, aber Unfruchtbarkeit zur Folge habe.

Demzufolge wird man zu entscheiden haben zwischen einer Restitutions- und einer Regenerationsfähigkeit. Mit der ersten Bezeichnung ist gemeint, dass die Verstümmelung keine einzige Schädigung der Funktionen nach sich ziehe. Die Bezeichnung Regeneration umfasst alle in verschieden hohem Grade abgestuften Wiederherstellungen, die zwar das Gleiche aus Gleichem, aber nicht das Ganze aus seinen Teilen wieder erzeugen.

Die Frage nach der Zweckmässigkeit der Regenerationsvorgänge und der dadurch gelieferten Neubildungen ist je nach dem Standpunkt, den einzelne

Forscher zur Auffassung der lebendigen Natur nehmen, verschieden beurteilt worden. Man kann nur sagen, dass die Erfolge der Regeneration oft vorteilhaft und nicht zu selten schädlich sind.

Die Regeneration tritt auf infolge physiologischer oder pathologischer, grob mechanischer und chemischer Reize.

Wird der verlorene Teil ersetzt, so spricht man von einer Homomorphose; bei der Heteromorphose erscheinen die Ersatzstücke in polarem Gegensatz zu den eingebüssten Teilen, etwa ein Schwanz statt eines Kopfes. Tritt, wie das namentlich bei Crustaceen beobachtet wurde, eine an den Ort der Verletzung nicht hingehörige Neubildung ohne polaren Gegensatz auf, so nennt man diese Erscheinung eine Neomorphose. Hierher gehört der Ersatz eines verloren gegangenen Auges durch eine Antenne bei Crustaceen.

Eine Neubildung mit Umlagerung von Zellen bei der Regeneration hat *Morgan* mit der Bezeichnung „Morphallaxis" belegt.

Durch eine Reihe elementarer Faktoren werden die Schnelligkeit der Regeneration und die Grösse des Regenerats beeinflusst. Die wichtigsten dieser Einwirkungen sind:

1. Temperatur.

Die Schnelligkeit der Regeneration ist von der Temperatur abhängig (*Trembley* [1744]). *Lillie* und *Knowlton* (1897) stellten für Planaria torva die untere Grenze bei 3° C, das Optimum bei 29,7° C fest. 32° C tötete die Versuchstiere. *Peebles* (1898) fand für die Regeneration von Hydra viridis die Dauer der Regeneration bei 26—27° C 48 Stunden, schneller als bei 28—30° C; bei 12° C dauerte der Prozess 96—168 Stunden.

2. Ernährung.

Ausgehungerte Planarien regenerieren sich, wenn sie auch nur noch den 13. Teil der ursprünglichen Körpermasse besitzen wie gut genährte Tiere. Es müssen also immer die schwächeren Zellen den kräftigeren als Nahrung dienen. Ein Polyp schwindet bis zu einem punktförmigen Klümpchen durch Hunger; die Geschlechtsdrüsen können bis auf wenige der jüngsten Keimzellen (Oogonien umd Spermatogonien) resorbiert werden und werden beim Aufhören des Hungers völlig regeneriert.

3. Licht.

Eudendrium racemosum regeneriert nach *Loeb* verloren gegangene Hydranten nur im Licht. Im Licht sollen, wie *H. D. King* feststellte, bei Hydra am regenerierten Kopf sich mehr Tentakel bilden als im Dunkeln. *Herbst* untersuchte den Einfluss des Lichtes auf die Neomorphose bei Dekapoden. Im Licht und Dunkeln wird das Auge regeneriert. Wird das Ganglion mit entfernt, so entsteht statt des Auges eine Antenne (*Herbst* und *Morgan*)

Die Regenerationserscheinungen bei Pflanzen.

Die Pflanzen reagieren in verschiedener Weise auf Verwundungen und Verstümmelungen. Während eine grosse Zahl von Species durch Stecklinge von Zweigen oder Wurzeln und von Blättern künstlich vermehrt werden kann, bei anderen sogar der abgehauene Stamm wieder neue Sprosse treibt, sind viele

Pflanzen nicht einmal imstande sich durch Benarbung einer Wunde in ihrer Rinde vor dem Untergang zu schützen.

Die Vermehrung durch Stecklinge ist eine so allgemein bekannte, dass wir kaum besondere Beispiele dafür anzuführen haben. Gewisse Arten werden sogar durch Wurzelstecklinge vermehrt wie Paulownia imperialis.

Nicht wenige Pflanzen treiben an Stämmen, Zweigen und Blättern nach Verwundungen neue Wurzeln oberhalb der Schnittstellen. Es ist aber auch möglich, neue Wurzeln durch eine Ausserdienststellung des alten Wurzelsystems zu erzielen, so bei Phaseolus vulgaris durch Abkühlung des alten Wurzelsystems. Bringt man den Stamm in Wasser und kühlt das Wurzelsystem auf 3—5° ab, so bilden sich am Epicotyl neue Wurzeln.

Manche Arten sind gleichsam auf die Regeneration eingerichtet, während andere zwar regenerationsfähig sind, aber nicht so oft in die Lage kommen, von dieser Fähigkeit Gebrauch zu machen. Das mexikanische Sedum Stahlii verliert bei leisen Erschütterungen seine fleischigen Blätter, die mit der Sprossachse durch eine schmale Brücke kleinzelligen Gewebes verbunden sind. Das abgefallene Blatt entwickelt auch ohne Wasser bewurzelte Adventivsprosse und vermehrt so auf ungeschlechtlichem Wege den Bestand der Art. Die lockere Anheftung der Blätter ist somit eine Anpassung zur besseren Ausnutzung der vorhandenen Regenerationsfähigkeit. Aber auch die festhaftenden Blätter des Sedum album können Adventivknospen bilden, obschon die Pflanze für gewöhnlich keinen Gebrauch von dieser Fähigkeit zu machen hat; sie ist keineswegs darauf eingerichtet.

Bei Bryophyllum calycinum und Br. crenatum werden die Knospen in den Blattknoten schon embryonal angelegt; die nach Ablösung der lebensfähigen Blätter neu entstehenden Pflanzen werden nicht erst neu angelegt, sondern nur ausgebildet. Die Vorbereitungen zur Regeneration sind also viel weitgehender als bei Sedumarten; wenn auch die Einrichtung, eine Gelegenheit zur Regeneration herbeizuführen, nicht wie bei Sedum Stahlii vorhanden ist.

Begonia Rex bildet an dem Stiel abgeschnittener Blätter einen Callus, aus dem Wurzelhaare hervorgehen, die sonst den Blättern dieser Pflanze fehlen, während sie bei anderen auch unter normalen Bedingungen vorhanden sind. Die neu entwickelten Wurzelhaare schützen das Blatt auf feuchter Unterlage durch Wasseraufnahme vor dem Eintrocknen. Dann entwickeln sich durch Teilung von Epidermiszellen an der Basis der Blattspreite Adventivsprosse, so dass die Pflanze durch abgeschnittene Blätter vermehrt werden kann. Die Zahl der Knospen kann durch Verletzung der stärkeren Nerven vergrössert werden. Bei anderen Pflanzen, die durch Blätter künstlich vervielfältigt werden können, genügt in vielen Fällen eine Knickung des Blattes wie bei Achimenes, oder eine oberflächliche Verwundung wie bei Streptocarpus Wendlandi.

Sprossenbildung an gut ernährten Blättern werden bei Cardamine pratensis beobachtet, ohne dass eine Trennung von der Mutterpflanze stattzufinden braucht. Manche Blätter bilden, wenn sie abgetrennt wurden, wohl Wurzeln aber keine Sprosse, sind also zur wirklichen Vermehrung nicht tauglich, wenn sie auch auf diese Weise länger zu leben imstande sind. Schon *Vöchting* hatte derartige unzweckmässige Regenerationsvorgänge an Weidenzweigen beschrieben. *Goebel* führt als besonders geeignet zu Versuchen, welche diese Erscheinung kennen lehren, die Blätter von Pelargonium zonale an.

Man hat auch durch Verstümmelung von Zwiebeln — Hyacinthus orientalis, Scilla maritima — Adventivbildungen hervorgebracht, während die unverletzte Zwiebel nur einige als Achselsprosse entstandenen Seitenzwiebeln liefert. Man kann somit die zur Zucht dienenden Seitenzwiebeln künstlich vermehren.

Die Vermehrung von Opuntiaarten durch abgelöste Blüten beruht darauf, dass der unterständige Fruchtknoten von der hohlgewordenen Blütenachse überzogen ist und an diesem Achsenteil sich Knospen entwickeln. Also nicht die Blüte, sondern die latenten Sprossenanlagen der Blütenachse ermöglichen die vegetative Vermehrung.

Literatur zur Regeneration bei Pflanzen.

Goebel, K., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin 1908.

Němec, B., Studien über Regeneration. Berlin 1905.

Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig 1887.

Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich, Bonn 1878.

Die Regeneration bei den Protozoen.

Die Teilung mehrkerniger Rhizopoden ist schon *Eichhorn*, *Haeckel* und *Greeff* gelungen; aber erst *Brandt* stellte fest, dass nur kernhaltige Bruchstücke fortleben, während solche ohne Kern oder isolierte Kerne selbst zugrunde gehen. Die *Brandt*'schen Beobachtungen stammen aus dem Jahre 1877; sie waren aber gleichsam begraben und wurden erst lange nach der Veröffentlichung meiner Versuche wieder ans Licht gebracht.

Ich war in gutem Glauben und unbekannt mit den *Brandt*'schen Feststellungen, als ich einem Botaniker, *Fr. Schmitz*, die Entdeckung zuschrieb, dass die Lebensfähigkeit eines aliquoten Teiles einer Zelle von dem Vorhandensein mindestens eines Kernes abhänge. Demnach würde diese Ehre, soviel wir jetzt wissen, einem Zoologen zukommen, der freilich mehr als 15 Jahre unberücksichtigt blieb.

Meine Versuche sind an Gastrostyla vorax, einer Oxytriche mit Erfolg angestellt worden; an Opalina fielen sie ergebnislos aus.

Festgestellt wurde: Ein Infusor kann der Länge, der Quere nach, oder in schrägen Richtungen geteilt werden. Ist in dem Teilstück Kernsubstanz erhalten geblieben, so regeneriert es, abhängig von der Temperatur, in höchstens 24 Stunden seine ursprüngliche Form. Schon nach 20 Minuten sind an den Schnitträndern neue Cilien gesprosst und am folgenden Tage enthält der Leib vier bis sechs Nuclei und Nucleoli (Macro- und Micronuclei) sowie alle charakteristischen Wimperorgane.

Kernlose Stücke dagegen schliessen wohl die Wunde durch eine erhärtete Rindenschicht; Teile, die nur durch schwache Brücken zusammenhängen, können verschmelzen; die Bewegungsfähigkeit ist nicht aufgehoben; ein Wachstum findet nicht statt; die Assimilation ist also aufgehoben und Kernsubstanz sowohl wie Wimpern werden nicht neugebildet. Es war somit bewiesen, dass zur Gewebebildung, zum Wachstum eines Stückes lebenden Protoplasmas ein Kern erforderlich sei.

Gruber hat mit mir gleichzeitig derartige Experimente angestellt und nach meiner ersten, von ihm selbst referierten Mitteilung veröffentlicht; er gelangte zu gleichen Resultaten und fügte hinzu, dass angelegte Neubildungen sich eine Zeitlang weiter entwickeln, auch wenn der Kern inzwischen künstlich entfernt wird.

Diese Beobachtungen sind an anderen Protozoen von *Balbiani*, *Verworn*, *Hofer* u. a. mit Erfolg wiederholt worden.

An Algen stellte *Klebs* durch Einwirkung starker Zuckerlösungen (16 %) fest, dass die einzelnen Zellen, von Spirogyra etwa, in kernhaltige und kernlose Teile zerlegt werden; dass kernlose Stücke bis zu sechs Wochen am

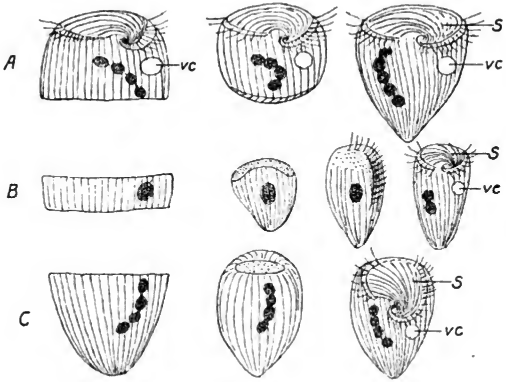


Fig. 1.

Regeneration eines in drei Stücke A, B, C zerschnittenen Stentors. vc die pulsierende Vacuole, S das Scheitelfeld. Das vordere Stück muss die hintere Leibesmasse, das mittlere sowohl vorderes als hinteres Leibesende, das hintere Stück das Scheitelfeld regenerieren. In dem Schema ist auch die Kernvermehrung in den Stücken A und B angedeutet.

Nach *A. Gruber* (Ber. Naturf.-Ges. Freiburg i. Br. VII, Fig. 7, 1893).

Leben bleiben, aber nicht wie die kernhaltigen eine neue Cellulosemembran ausscheiden können. Wenn somit die Gewebebildung an die Anwesenheit von Kernsubstanz geknüpft ist, so konnten die kernlosen Zellbruchstücke in den *Klebs*'schen Versuchen im Sonnenlicht Stärke bilden und im Dunkeln aufbrauchen. Die Assimilation wäre demnach bei einigen Pflanzen, nicht bei allen, mit dem Fortfall des Kernes nicht aufgehoben; während bei tierischen Zellen bis jetzt kein Fortbestand der Ernährung kernloser Zellstücke hat nachgewiesen werden können. Man vergleiche hierzu namentlich *Hofer*. Auch *Verworn* stellte fest, dass kernlose Stücke von Thalassicolla pelagica und die anderer Protozoen wohl Sauerstoff verbrauchen und Nahrung aufnehmen, ohne sie jedoch völlig zu verdauen. Die Stücke gehen dann nach einiger Zeit zugrunde. Ebenso

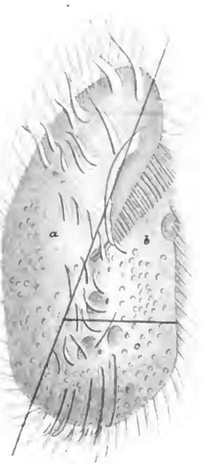


Fig. 2.
Gastrostyla vorax durch einen Schräg- und einen Querschnitt in drei Teile zerlegt. a geht zugrunde, weil kein Kern darin enthalten ist. b und der durch ein Versehen bei der Reproduction unbezeichnet gebliebene Schwanzteil regenerieren sich zu ganzen Tieren, obwohl jedes dieser Stücke kleiner ist als a. Sie enthalten aber Teile des Kernes.
Nach *M. Nussbaum*, Arch. f. micr. Anat., Bd. 26, Tafel 20, Fig. 1.

hat *Stolk* an Amoeba proteus nachgewiesen, dass die Nahrungsaufnahme kernloser Stücke wohl zur Verdauung, aber nicht zum Aufbau neuer Substanz führe. Da *Gruber* unstreitig die lehrreichsten Abbildungen über den Verlauf der Regenerationserscheinungen geteilter Infusorien gegeben hat und mit Recht schon *Korschelt* und *Morgan* diese Abbildungen in ihren zusammenfassenden Darstellungen über die Regenerationserscheinungen verwertet haben, so mögen sie zur Illustration des Gesagten auch hier ihre Stelle finden. Sie zeigen, dass Kernteile den ganzen Kern regenerieren, dass an dem vorderen Leibesstück das hintere Ende, an dem Schwanzende, Mitte und Vorderstück mit der pulsierenden Vacuole und am Mittelstück das Schwanzende und das Kopfende mit der pulsierenden Vacuole neugebildet werden.

In dem in Fig. 2 nach einer alten Zeichnung neu gegebenen Schema ist ausserdem darauf aufmerksam gemacht, dass nur kernhaltige Stücke erhalten bleiben; kernlose dagegen, wie das mit a bezeichnete, zugrunde gehen.

Die von mir aufgeworfene Frage, ob zur Regeneration Teile des Macro- und Micronucleus nötig sei, oder ob etwa der Micronucleus allein genüge, ist bis jetzt noch nicht gelöst.

Literatur zur Regeneration bei Infusorien und anderen Protozoen.

Balbiani, E. G., Recueil zool. de la Suisse 1888. Zoolog. Anzeiger 14, 1891. Arch. microgr. IV et V, 1891—1893.
Brandt, K., Über Actinosphaerium Eichhornii. Inaug.-Dissert., Halle 1877.
Eichhorn, J. C., Wassertiere, die mit blossem Auge nicht gesehen werden können, etc. Danzig 1775.
Greeff, R., Arch. f. mikr. Anat. 3, 1867.
Gruber, A., Biolog. Zentralbl. 4 und 5, 1884—1886. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg 1886, 1893.
Haeckel, E., Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. 4, 1868.
Hofer, B., Jena. Zeitschr. f. Naturw. 24, 1889.
Lillie, J. R., Journ. Morph. 12, 1896.
Nussbaum, M., Sitzber. d. Niederrh. Ges. 1884. Arch. f. mikr. Anat. 26, 1886.
Stevens, N. M., Arch. f. Entw.-Mech. 16, 1903.
Stolk, A., Arch. f. Entw.-Mech. 29, 152, 1910.
Verworn, M., Zeitschr. f. w. Zoologie 46, 1888. Psycho-physiologische Protistenstudien, Jena 1889. Allgemeine Physiologie, Jena 1909.

Regeneration bei Coelenteraten.

Man ist sich einig darüber, *Trembley* als den ersten exakten Experimentator auf dem Gebiete der Morphologie zu verehren. Nachdem er die Polypen des süssen Wassers entdeckt hatte, führte er an diesem Material seine klassischen Versuche über die Regenerationsfähigkeit und die Bedeutung der äusseren und inneren Leibesschicht der Polypen aus. Von ihm glaubt man im allgemeinen, er habe erst mit seinem berühmt gewordenen Umstülpungsversuch die Fähigkeit der Umwandlung der Leibesschichten als Reaktion auf veränderte äussere Bedingungen nachzuweisen versucht. Dem aufmerksamen Leser seiner Abhandlungen wird es jedoch nicht entgehen, dass der Gedanke, das Ectoderm könne in Entoderm verwandelt werden und ebenso auch Entoderm in Ectoderm, schon bei der Regeneration kleiner Stücke des Polypenleibes ihn gefangen hält.

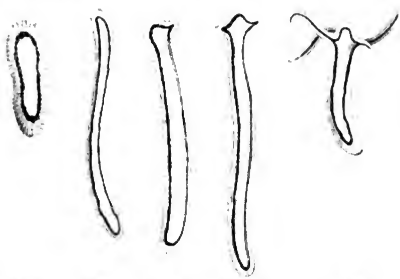


Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7.

Ein kleines quadratisches Stück aus der Leibesmitte von Hydra grisea ist am folgenden Tag zu einem Hohlcylinder umgewandelt, indem die Wundränder sich umbiegen und miteinander verwachsen (Fig. 3). Der Cylinder streckt sich noch an demselben Tag (Fig. 4); am folgenden Tage entsteht ein Tentakel (Fig. 5); am dritten Tage sind zwei Tentakel (Fig. 6) und am fünften Tage vier Tentakel vorhanden (Fig. 7). Nach acht Tagen war der Polyp mit der neugebildeten Fussscheibe festgeheftet. Es erscheinen also Fuss und Mund zuletzt.

Nach *M. Nussbaum*, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29, Tafel 19.

Er erklärt, da er die Verwachsung der Schnittränder an kleinen Stücken nicht beobachtet hat, die nach einiger Zeit gebildete Hohlkugel als durch ein Auseinanderweichen von Ectoderm und Entoderm entstanden. Das ist nun keineswegs der Fall, wie es mir zu zeigen gelang. Derartige Beobachtungen sind nur schwer im Bilde wiederzugeben, wenn sie nicht durch Photographien belegt werden, die in kleineren Zwischenräumen vom lebenden Objekt genommen wurden. Diese Beweisstücke fehlen mir freilich; doch gebe ich die Zeichnungen wieder, welche die Veränderungen darstellen, die das kleine quadratische Stück von 1,5 mm Seite durchlief, nachdem es durch Erheben und Verwachsen der gegenüberstehenden Ränder sich zu einer Hohlkugel geschlossen hatte, in der das Entoderm innen und der Ectoderm aussen lag. Die ersten Veränderungen, auf die es freilich am meisten in dieser Frage ankommt, sind aber direkt und kontinuierlich am Objekt verfolgt, wenn auch nicht gezeichnet worden.

Alle überhaupt noch regenerationsfähigen Stücke der Hydra verheilen zu einem Hohlkörper, dessen Entoderm und Ectoderm keine Spur von Umwandlung erlitten haben; alle verwachsen an den Schnitträndern, die durch aktive Bewegungen sich einander zuwenden, in genau der Weise, wie *Trembley* dies zuerst bei grösseren und für seine optischen Hilfsmittel kontrollierbaren Stücken meisterhaft beschrieben hat.

Lange, aber schmale Stücke verwachsen, wie *M. Nussbaum* fand, nicht zu einfachen Hohlcylindern; sie drehen sich vielmehr spiralig und müssen, nachdem die entstandene Hohlkugel zuerst von Gewebsbalken durchzogen ist, diese Balken resorbieren, um dann wieder viel einfacher gestaltete Regenerate, neue Tentakel, einen Mund und Fuss zu bekommen.

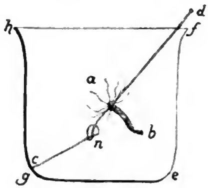


Fig. 8.

Der umgekehrte Polyp ab ist nahe am Kopf von der Borste cd quer durchbohrt. In der Borste ist bei n ein Knoten gemacht, damit der Polyp nicht abrutscht. Das Ganze ruht in einem Glase efgh.

A. Trembley. Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes etc. Leide 1744, Pl. 11, Fig. 16 (Mém. 4).

Durch fortgesetzte künstliche Teilung der regenerierten Stücke hat *Trembley* aus einem Polypen fünfzig neue gezüchtet.

Durch weitgehende Teilung wird die geschlechtliche Fortpflanzung nicht beeinträchtigt. Die Generationsorgane sind nicht topographisch begrenzt, soweit es sich um den eigentlichen Leib handelt.

Abgeschnittene Tentakel gehen zugrunde; ihnen fehlen die Zellen der intermediären Schicht, aus der sich auch die Geschlechtsorgane entwickeln.

Verlaufen die Regenerationsversuche einfach, so ist an den abgeschnittenen Stücken eine deutlich ausgesprochene Polarität zu erkennen; am oralen Ende entsteht ein neuer Kopf, am aboralen Ende ein neuer Fuss.

Man hat auch die Grösse der überhaupt regenerationsfähigen Teilstücke zu bestimmen versucht. Dies Unternehmen ist bis zu einem gewissen Grade problematisch; da die Hydren keine bestimmte Körpergrösse haben, sondern durch Hunger oder gutes Futter von der Grösse des Knopfes einer feinen Insectennadel bis zu 3 cm Länge veränderlich sind.

Nach *F. Peebles* sollen Stücke von $^1/_6$ mm Seite und etwa $^1/_{200}$ des Körpervolums noch regenerationsfähig sein.

Was den Versuch *Trembley*'s anlangt, Polypen umzustülpen und an der Rückstülpung zu hindern, so ist von ihm Anfang und Ende des Versuchs gut beobachtet worden. Aber gerade das von *Trembley* angewandte Mittel, mit Hilfe einer durchgestochenen Borste den umgestülpten Polypen an der Rückstülpung zu hindern, wurde für das Versuchstier eine neue Gelegenheit, sich durch die gemachten Löcher zurückzustülpen. Dies blieb *Trembley* verborgen. *M. Nussbaum* und nach ihm *Ishikawa* haben die Annahme widerlegt, es könne durch den *Trembley*'schen Versuch eine Umwandlung der primären Leibesschichten, das Ectoderm und das Entoderm, erzwungen werden.

Die vorstehende Figur ist aus *Trembley*'s Originalwerk vornehmlich zu dem Zwecke wieder abgebildet worden, um zu zeigen, dass es mit den *Trembley* zu Gebote stehenden optischen Mitteln kaum möglich war, den Vorgang der Rückstülpung direkt zu verfolgen. Aber auch selbst stärkere, als die von dem berühmten Schweizer angewandten Vergrösserungen hätten nicht zum Ziele führen können, da ein wirkliches Verständnis des ganzen Vorganges nur an feinen Schnitten durch die Versuchstiere in verschiedenen Phasen der Rückstülpung zu gewinnen ist.

Verletzt man Polypen derartig, dass die Teile nicht wieder verwachsen, so entstehen mehrköpfige oder mehrfüssige Missbildungen, wie *Trembley* dies für Hydren mit sieben bis acht Köpfen beschrieben hat.

Auch Actinien verheilen nach Längsteilung durch Einrollung und Verkleben der Wundränder. Werden die Tentakel mit der sie tragenden Hautfalte abgeschnitten, so entstehen sie durch Ersatz von neuem. Der Vorgang ist also gleich der Neubildung von Tentakeln und ihrer Vermehrung, wenn unter normalen Verhältnissen alte Tentakel abgeworfen werden. Liegen die Schnitte tiefer, so dass das oral von der Mitte des Oesophagus gelegene Leibesstück mit den Tentakeln entfernt wird, so sind auch derartige Versuchstiere imstande, durch echte Neubildung einen Tentakelkranz wieder zu bilden.

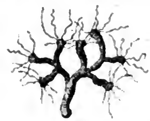


Fig. 9.

Ein Polyp mit sieben Köpfen, den *Trembley* in der Kopfgegend der Länge nach spaltete und, als nach der Spaltung ein Polyp mit zwei Leibern, zwei Köpfen und einem Schwanz entstanden war, noch mehrmals an jedem Kopf die Spaltung wiederholte, bis das Monstrum fertig war. (Er fügt hinzu: „Un autre, sur lequel j'ai fait la même Expérience, en a eu huit. J'ai vu ces Hydres prendre en même temps des alimens par toutes leurs bouches". IV. Mém., pag. 246.)

Nach *Trembley*, Mémoire 4, Planche 11, Fig. 11.

Je nach der Species und der Grösse des abgetrennten Stückes sprosst an dem aboralen Ende des Mundstückes ein neuer Fuss, oder bei ganz kleinen Stücken ein neuer Oesophagus, Mund und Tentakelkranz.

So hat *Cerfontaine* bei Astroides calycularis an dem Wundrand des mitten durchschnittenen Leibes neue Tentakel entstehen sehen. *Hazen* musste, um bei Sagartia zu demselben Ziele zu kommen, den Schnitt nahe dem Mundpol legen; sonst bildete sich am aboralen Wundrande ein Fuss.

Von besonderem Interesse ist die Feststellung *Hazen*'s, dass die bei sehr kleinen Stücken auftretende scheinbare Änderung der Polarität mit Hilfe eines starken Wachstums wieder zur Norm übergeführt werde, so dass selbst den kleinsten Stücken Polarität zukomme.

Literatur zur Regeneration bei Polypen.

Allman, J. A., Report of the 33rd Meeting of the British Association, 1864
Bickford, E. E., Journ. Morph. 9, 1894.
Billard, A., Compt. rend. Soc. Biol. T. 58, 1048.
Boving, A. M., Biol. Bulletin VII, 1905.
Carlgren, H., Forhandl. vid. nord. naturforsk. Sekt. f. Zoologi, Helsingfors 1903.
Chun, C., Festschrift f. *Leuckart* 1892. Roux. Ges. Abh. 1895, Nr. 72.
Driesch, H., Biol. Centralbl. 12, 1892. Vierteljahrschr. d. nat. Ges. Zürich 1896, 1897. Arch. f. Entw.-Mech. 9, 1899. 14, 1902. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch. 14, 1905. Arch. f. Entw.-Mech. 20, 1905.

Davenport, C. B., Anat. Anzeiger 9, 1894.
Eimer, Th., Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. 6, 1873.
Godlewski, E., Arch. f. Entw.-Mech. 18, 1902.
Hargitt, C. W., Biol. Bull. 1, 1899.
Hazen, A. P., Arch. f. Entw.-Mech. 14, 1902 u. 16, 1903.
Hefferan, M., Arch. f. Entw.-Mech. 13, 565, 1902.
Ischikawa, C., Zeitschr. f. w. Zool. 49, 1890.
King, H. D., Arch. f. Entw.-Mech. 13, 135, 1902; 16, 200, 1903.
Klaatsch, H., Arch. f. microsc. Anat. 1886.
Lefèvre, G., Johns Hopkins Univers. circulars. Febr. 8, 1898.
Nussbaum, M., Arch. f. microsc. Anat. 29, 1887; 37, 1891. Verh. d. anat. Ges. München 1891.
Trembley, A., Mémoires, pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes etc. Leide 1744.
Parke, H. H., Arch. f. Entw.-Mech. 10, 1900.
Peebles, Fl., Arch. f. Entw.-Mech. 5, 1897; 10, 1900; 14, 1902. Zool. bull. 2, 1898.
Rand, H. W., Arch. f. Entw.-Mech. 8, 1899; 9, 1899.
Wetzel, G., Arch. f. microsc. Anatomie 45, 273, 1895.
Zoja, R., Alcune ricerche morfologiche e fisiologiche sull' Hydra. Pavia 1890, pag. 29.

Das Regenerationsvermögen der Schwämme ist bei einigen Arten geprüft worden. Bruchstücke sind nach *O. Schmidt* imstande, sich zu ganzen Individuen zu ergänzen.

Literatur.

Marenzeller, F. von, Verhandl. d. zool. botan. Ges. Wien 38, 1879.
Schmidt, O., Spongien, Jahresber. d. Kommission f. Untersuchungen der deutschen Meere. II. u. III. 1875.

Das Regenerationsvermögen der Echinodermen ist ein recht weitgehendes.

Über 10% in Regeneration begriffener Seesterne fand *H. D. King* unter 1914 eingesammelten Exemplaren. Die Scheibe regeneriert alle Teile; ihre Verwundung ruft, wenn ein Schluss der Wundränder sich nicht erzielen lässt, Bildung überzähliger Arme hervor. Substanzverluste der Arme werden an Ort und Stelle ersetzt. Isolierte Arme können, wie dies bei Linckia nachgewiesen wurde, ebenfalls das ganze Tier regenerieren, was freilich nicht für alle Arten gilt.

Von Holothurien regenerieren einige Arten sich, wenn sie zerstückelt werden. Seit langem bekannt ist die Fähigkeit der Holothurien, sich der Eingeweide zu entledigen und dieselben alsdann wieder zu bilden.

Literatur.

Apostolides, N. Chr., Arch. zool. expérim. X, 1882.
Dawydoff, C., Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 69, 1901.
Duyne, J. van, *Pflueger's* Arch. 64, 1896.
Frédéricq, L., Arch. Zool. exp. Sér. 1, 1883. Revue scientif. Sér. 3, 13, 1887.
Haeckel, E., Zeitschr. f. w. Zoologie. Suppl. Bd. 30, 1878.
Kellog, V. L., Journ. exp. Zool. 1, 1904.
King, H. D., Arch. f. Entw.-Mech. 7, 1898; 9, 1900.
Kowalewski, A. F., Zeitschr. f. w. Zool. 22, 1872.
Krämer, A., Biol. Zentralbl. 19, 1899.
Martens, E. von, Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1884.
Perrier, Ed., Arch. zool. exp. 2, 1872; 3, 1873.
Semon, R., Jena. Zeitschr. 23, 1899.
Simroth, H., Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 27 u. 28, 1877.
Sarasin, F. u. *P.*, Ergebnisse d. Naturf. auf Ceylon I. Wiesbaden 1888.
Zeleny, C. Biol. Bullet. Vol. 6, 1904.

Die Regenerationsvorgänge bei Würmern.

Eine nicht unbeträchtliche Zahl von Turbellarien und Anneliden, wie Stenostoma, Autolytus, Ctenodrilus, und unter den Oligochaeten Nais zerfallen spontan in mehrere Stücke, die sich zu ganzen Tieren regenerieren. Bei Lumbriculus ist der Vorgang dieser natürlichen Teilung in seinen vorbereitenden Phasen nicht zu verfolgen. Der Körper zerfällt ohne jede Andeutung einer queren Einschnürung in die Teilstücke, die sich dann völlig zu ganzen Tieren wieder weiterbilden.

Diese natürliche Teilungsfähigkeit macht bis zu einem gewissen Grade das grosse Regenerationsvermögen bei Würmern überhaupt verständlich.

Das Regenerationsvermögen der Regenwürmer ist recht bedeutend und war schon *Bonnet* und *Spallanzani* bekannt. In neuerer Zeit haben *Morgan* und *Korschelt* mit ihren Schülern die Frage am eingehendsten durch das Experiment verfolgt.

Es zeigt sich, wie alle Experimentatoren übereinstimmend finden, dass die Versuche nicht bei allen Arten mit dem gleichen Ergebnis angestellt werden können. Die einzelnen Regenwurmarten verhalten sich durchaus verschieden, ebenso die Planarien. Während bei gewissen Repräsentanten die Regeneration mit Leichtigkeit vor sich geht, schlagen bei anderen die Versuche fehl oder sind auf einen geringen Grad beschränkt. So regenerieren unter den Nemertinen Lineus ruber und Lineus lacteus sehr leicht den Darm und wie *J. Nusbaum* und *M. Oxner* zeigten sogar aus einem fremdartigen Keimgewebe. Das Gehirn dagegen regeneriert sich nicht.

Bei den Regen- und Strudelwürmern wird das Gehirn in verschieden abgestuftem Grade von bevorzugten oder allen Körpergegenden ersetzt.

P. Iwanow und *J. Nusbaum* stellten durch ihre Untersuchungen fest, dass bei Polychaeten die neuen Keimdrüsen regenerierter Segmente ausschliesslich von den Geschlechtszellen der noch vorhandenen Keimdrüsen der alten Segmente abstammen; sie wandern in das Regenerat ein.

Bei Lumbriculus kann ein Kopf nach Verlust aller bis auf die 7—11 analen Segmente neu gebildet werden, bei Tubifex nur dann wenn höchstens sechs orale Segmente entfernt werden. Dementsprechend regeneriert jedes Teilstück eines in 8—23 Stücke geschnittenen Lumbriculus einen Kopf und Schwanz; oft genügen dazu nur drei Segmente des alten Wurmes. Die Regenerationsfähigkeit ist somit bei den verschiedenen Species sehr ungleich.

Schneidet man bei Allolobophora ein bis fünf Kopfsegmente ab, so regeneriert das Hinterende dieselbe Zahl der verloren gegangenen Kopfsegmente. Gehen vom Kopfstück des Wurmes mehr als fünf Segmente verloren, so regeneriert der hintere Rest höchstens fünf neue Kopfsegmente, solange das Schwanzstück noch halb so lang ist als der ganze Wurm. Erstreckt sich der Verlust der Segmente vom Kopf aus über die Körpermitte, so werden vom zurückbleibenden Schwanzteil nur Schwanzsegmente regeneriert[1]). Die Regeneration des Schwanzendes von einem nach der Entfernung von Schwanzsegmenten zurückbleibenden

[1]) Derartige Versuche sollen beim Kapitel „Heteromorphose" S. 119 besprochen werden.

Kopfstück liefert stets ein neues Schwanzende, wenn nicht zu wenig Segmente des Vorderendes zum Versuch benutzt werden. Aus dem anfänglich neu gebildeten Regenerationskegel bilden sich die Segmente zuerst als Abteilungen eines feinen Fadens, die vom letzten caudalen Segmente des alten Kopfstückes an sich fortentwickeln. Das letzte neugebildete Segment liegt stets vor dem Endsegment, das die Anulöffnung trägt.

Die folgenden Figuren 10 und 11 sind nach gehärteten Präparaten gezeichnet, welche Herr stud. phil. *Hagemann* im biologischen Laboratorium zu Bonn in seinen Versuchen zur Regeneration bei Regenwürmern gewonnen hat. Einer Allolobophora foetida wurde Kopf- und Schwanzende entfernt, vorn



Fig. 10 bei 5facher Vergr.



Fig. 11 bei 5facher Vergr.

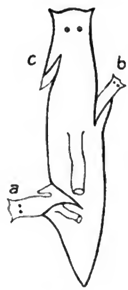


Fig. 12.

a Regeneration von Kopf u. Schwanz an einem grossen Schnitt, b Regeneration eines Kopfes in einem kleinen, oral offenen, c Regeneration eines Schwanzes in einem kleinen, caudal offenen schrägen Schnitt.

Nach *W. Voigt*, Sitz.-Ber. der Niederrh. Ges., Abt. A, 1899, pag. 25.

9 1/2 Segmente; das Mittelstück wurde in ein grösseres hinteres und ein kleineres vorderes geteilt. Beide verloren durch Autotomie mindestens ein Viertel des aboralen Endes. Nach 8 Tagen zeigte sich im Monat Juni ein Regenerationskegel an beiden Enden. Nach weiteren 3 Wochen war am aboralen Ende des hinteren Stückes ein langes Schwanzsegment, wie es Fig. 10 zeigt. Die übrigen Regenerate waren klein. Das orale des vorderen Stückes ist in Fig. 11 abgebildet. Es hat einen grossen weiten Cylinder, der vorn auch durchbohrt ist, regeneriert. Das Regenerat ist aber kein Kopf, da das Schlundganglion fehlt; wohl ist ein neues Bandganglion darin gebildet.

Normale Köpfe hat Herr *Hagemann*, wie seine Vorgänger, nur erhalten, wenn er bis zu fünf Kopfsegmente entfernt hatte.

Die Planarien geben ein weiteres, günstiges Objekt für die Erzielung von Regenerationen ab. Da der Körper dieser Würmer jedoch sehr beweglich und

formveränderlich ist, so ist ein genaues Verfolgen der Vorgänge nicht unerheblich erschwert. Wie *Harriet Randolph*[1]) in einer historischen Übersicht mitteilt, ist die Kenntnis des grossen Regenerationsvermögens der Planarien schon recht lange bekannt; eingehendere Untersuchungen stammen jedoch erst aus jüngerer Zeit, so von *van Duyne*, *Morgan*, *Voigt*, *Bardeen*, *Child*, *Lillie*, *Parker*, *Stevens* u. a.

Für gewöhnlich regeneriert sich an einer oralen Wundfläche ein Kopf und an einer aboralen ein Fuss, wie dies *W. Voigt* in höchst überzeugender Weise bei seinen Versuchen gezeigt und an einer einzigen Figur zur Darstellung gebracht hat.

Man führe einen Querschnitt ein wenig schräg durch den Leib einer Planarie (siehe Fig. 12a), so dass der spitze Zipfel sich nach aussen biegt, und die Wunde klaffen bleibt. Es entsteht alsdann an jeder Körperstelle am oralen Wundrande ein neuer Schwanz und am aboralen ein neuer Kopf und neuer Pharynx; der Pharynx, wie die Figur erläutert, sogar in der Substanz des alten Tieres.

Wird die Schnittrichtung noch schräger und die Wunde nicht bis zur Mittellinie des Körpers angelegt, so entsteht wie in b aus dem nach vorn gerichteten Zipfel ein Kopf; ein Schwanz aber, wenn der Zipfel wie in c nach hinten gerichtet ist. Der abgedrängt gehaltene Zipfel darf jedoch nicht zu klein sein, sonst tritt einfache Heilung und keine Regeneration ein.

Die Heteromorphosen bei Planarien werden S. 138 besprochen.

Literatur.

Agassiz, A., Journ. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 7, 1862.
Andrews, E. A., Proc. U. S. National-Museum 15, 286, 1891.
Abel, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 73, 1903.
Bardeen, C. R., Amer. Journ. Physiol. V, 1901. Biol. Bulletin 3, 1902. Arch f. Entwickelungsmechanik 16, 1903.
Baudelot, Bull. Soc. d. Sc. Nat. Strasbourg II, 1869.
Benham, W. B., Quart. Journ. Microsc. Sc. 39, 1896.
Bock, M. von, Jena. Zeitschr. f. Naturw. 31, 1897.
Bonnet, C., Traité d'insectologie. II[e] partie. Paris 1745.
Bülow, C., Arch. f. Naturg. 49, 1882. Zeitschr. f. w. Zool. 39, 1883. Biol. Zentralbl. 3, 1883—84.
Child, C. M., Arch. f. Entw.-Mech. 15, 1902, Journal exp. Zool. 1, 513, 1904.
Curtis, W. C., Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 30, 1902.
Dalyell, J., Observations on some interesting phenomena exhibited by several sp. of Planaria. Edinburgh 1814.
Dimon, A. C., Journ. Exp. Zool. 1. 349. 1904.
Driesch, H., Arch. f. Entw.-Mech. 20, 1905.
Ehlers, E., Neubildung des Kopfes etc. bei polychaeten Anneliden, Erlangen 1869. Biol. Centralblatt 19, 1899.
Friedländer, B., Biol. Centralbl. 19, 1899.
Graff, L. v., Zeitschr. f. w. Zool. 25, 1875; Monographie der Turbellarien, 1882.
Hasse, H., Zeitschr. f. w. Zool. 65. 1898.
Hazen, A. P., Anat. Anz. 16, 1899.
Hepke, P., Zeitschr. f. w. Zool. 65, 1897.
Hescheler, K., Jena. Zeitschr. 30, 1896; 31, 1898. Vierteljahrschr. d. naturf. Ges. Zürich 1897.
Joest, E., Sitzb. d. Ges. z. B. d. g. Naturw. Marburg 1895. Arch. f. Entw.-Mech. 5, 1897.
Iwanow, P., Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 66, 1899; 89, 1908.
Kennel, J. v., Arb. zool. Inst. Würzburg 5, 1882.

[1]) Arch. f. Entw.-Mech. 5, 365, 1897.

Korschelt, E., Sitzb. d. G. f. Naturw. Marburg 1895, 1897, 1907. Verh. d. d. zool. Ges. 1898. Zoolog. Jahrbücher Suppl. 7, 1904.
Lemon, Biol. Bull. 1900.
Lillie, Amer. Journ. Physiol. 6, 1901.
Mayer, A. G., Sc. Bull. Brooklyn Inst. Arts and Sciences 1, 1902.
Michel, A., Compt. rend. de l'acad. de Paris 1896. Compt. rend. soc. biolog. 1897. Bull. sc. France et Belg. 31, 1898.
Monti, R., Mem. R. Inst. Lomb. 19, 1900.
Morgan, T. H., Anatom. Anzeiger 15, 1899. Arch. f. Entw.-Mech. 5, 570, 1897; 8, 1898; 10, 1900; 12, 1901; 13, 1902; 14, 1902. Journ. exp. Zoology 1, 1904; 3, 1906.
Müller, O. F., Vermium terrestrium etc. historia. Lipsiae 1773.
Nusbaum, J., Polnisches Arch. f. biol. u. med. Wiss. 1, 1901; 2, 1904. Biol. Centralbl. 22, 1901. Zeitschrift f. w. Zool. 79, 222, 1904; 85, 1907. Arch. f. Entw.-Mech. 10, 645, 1900.
Nusbaum, J. und *Oxner, M.*, Bull. Ac. Sc. Cracovie 1910.
Oxner, M., Compt. rend. 1909 et 1910.
Parker, G. H. and *Burnett, F. L.*, Americ. Journ. Physiol. 4, 1900.
Quatrefages, A., Histoire naturelle des Annélées 1865. 1, 116.
Rabes, O., Biol. Centralbl. 21, 1901. Arch. f. Entw.-Mech. 13, 1902.
Rand, H. W., Arch. Entw.-Mech. 19, 1905.
Randolph, H., Journ. Morphol. 8, 1892. Arch. f. Entw.-Mech. 5, 365, 1897.
Reeker, K., 26. Jahresber. d. zool. Sekt. Westf. Prov.-Verein 47—54, 1900.
Rievel, H., Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 62, 1896.
Schultz, E., Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 66, 1899.
Stevens, N. M., Arch. f. Entw.-Mech. 13, 396, 1902.
Voigt, W., Sitz.-Ber. d. Niederrh. Ges. Bonn. Abt. A, S. 25, 1899.
Wagner, F. v., Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. 13 u. 22, 1900 u. 1905.
Zeppelin, Graf M., Zeitschr. f. w. Zool. 39, 1883.

Die Regeneration bei Insecten und die Autotomie[1].

Die Regenerationsfähigkeit einzelner Teile ist bei den Insecten recht hoch ausgebildet. Nicht allein verloren gegangene Körperanhänge, sondern auch einzelne Ringel des Abdomen können in Verlust geraten und werden neugebildet.

Gewöhnlich geschehen die Verletzungen, die zum Verlust von Gliedmassen oder des Schwanzes führen, in einer Form, die eine bestimmte vorgebildete Bruchfläche in Anspruch nimmt. Man hat die so erzielte Selbstverstümmelung Autotomie genannt. Wenn auch bei den Krebsen, Orthopteren, den Spinnen, die Einrichtungen, welche die Autotomie ermöglichen, genau beschrieben wurden, so ist doch die experimentelle Morphologie auf diesem Gebiet wenig beteiligt. Sie hat wohl die Regenerationserscheinungen nach Autotomie studiert, aber nicht versucht, die Autotomie durch äussere Bedingungen abzuändern.

Auf bestimmte Reize hin können Echinodermen, Crustaceen, Heuschrecken und Termiten Körperanhänge wie durch Selbstamputation verlieren, ohne zu verbluten. Holothurien speien ihre Eingeweide aus. Regenwürmer und andere Würmer teilen sich. Selbstverstümmelung ist auch bei Mollusken beobachtet worden. Ob man das Abbrechen des Schwanzes bei Eidechsen in die Kategorie der Autotomien einbeziehen solle, ist fraglich.

Nach *A. Gandolfi Hornyold* lösen sich die gemmiformen Pedi cellarien von Echinocordium flavescens bei Berührung von Beutetieren in einem Gelenke zwischen dem unteren Ende des Stieles und der Schale. Das im

[1]) Vergl. T. II.

Epithel der Pedicellarie gebildete Gift tötet das ergriffene Tier während die Pedicellarie an ihm haften bleibt. Die durch Autotomie an vorgebildeter Stelle abgebrochenen Anhänge werden regeneriert. Durch die Beobachtung erklärt sich auch die ältere Erfahrung, dass die Zahl bei verschiedenen Individuen von 0—60 schwanke. Es kommt dabei auf den Umstand an, ob das untersuchte Tier Beute gemacht hat, oder schon, was in schon einem Monat erfolgt, die zur Tötung der Nährtiere verbrauchten Pedicellarien durch Neubildung wieder ersetzt hat.

Auch von Infusorien wird behauptet, dass sie durch Autotomie ihre Körperanhänge abwerfen. Das scheint mir jedoch nicht der Fall zu sein, wenigstens soweit meine eigene Erfahrung in diesem Punkte reicht. Infusorien ziehen vor der Encystierung ihre Cilien ein, so dass von einem Abwerfen, wie manche behaupten, keine Rede sein kann. Werden die Cysten aufgeweicht, so bildet das wieder befreite Tier seine Cilien neu.

Literatur zur Regeneration bei den Insecten.

Bordage, E., Compt rend. Soc. Biol. 1897, 1898, 1899. Ann. and mag. of nat. histor. 1900. Bullet. scientif de la France et de la Belgique 1900.
Brindley, H. H., Proceed. Zool. Soc. London 1897, 1898.
Crampton, H. E., Arch. f. Entw.-Mech. 9, 1899.
Graber, V., Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss. 55, 1867.
Kellog, V. L., Journ. Exp. Zool. 1, 1904.
Newport, G., Philos. Transact. 1844.

Literatur zur Regeneration bei Crustaceen.

Andrews, E. A., The american naturalist 24, 1890.
Ariola, V., Monitore Zool. ital. 14, 316, 1903.
Bieberhofer, R., Arch. f. Entw.-Mech. 19, 513, 1905.
Dewitz, H., Biolog. Centralbl. 5, 1894.
Goodsir, H. D. S., Ann. and mag. nat. hist. 13, 1844.
Hofer, B., Verh. d. d. zool. Ges. 1894.
Ost, J., Zool. Anz. 29, 1900; 30, 1901.
Przibram, H., Zool. Anz. 19, 1896; 25, 1902. Arb. zool. Inst. Wien 1899. Biol. Centralbl. 20, 1900. Arch. Entw.-Mech. 13, 1902; 19, 1905. *Bronn*'s Classen u. Ordnungen. Echinodermen 1903.

Literatur zur Autotomie.

Frédéricq, L., Bull. de l'acad. de Belgique Sér. 3, 26, 1893.
Frenzel, J., *Pflueger*'s Arch. 50, 1891.
Friedrich, P., Arch. f. Entw.-Mech. 20, 1906.
Giard, A., Compt. rend. d. la soc. biol. 1897.
Godelmann, R., Arch. f. Entw.-Mech. 12, 1901.
Haeckel, E., Zeitschr. f. w. Zool. 30, 1878.
Hornyold, A. G., Biolog. Centralbl. 30, 349, 1910.
Krauss, A., Prometheus 9, 1898.
Riggenbach, E., Zool. Anz. 24. 1901.
Varigny, H., Rev. sc. 11. 1886.
Werner, F., Zool. Anz. 15, 1892.
Wirén, A., Festschr. f. *Lilljeborg*, Upsala, 301, 1896.

Die Regenerationsvorgänge bei Mollusken

hat *Spallanzani* 1768 zuerst beschrieben. *Justus Carrière* hat eine historische Darstellung der Versuche und ihrer Deutungen von seiten seiner

Vorgänger im Jahre 1880 gegeben und zugleich festgestellt, dass *Spallanzani's* Angaben über die Regeneration bei den Schnecken richtig seien, mit Ausnahme der Behauptung von der Regeneration ganzer mit dem Schlundring abgetrennter Köpfe.

Die Schnecken regenerieren Tentakel mit den Sinnesorganen und Stücke des abgeschnittenen Schlundkopfes. *Barfurth* hat das Regenerationsvermögen der verletzten Schalen experimentell geprüft und es recht stark ausgebildet gefunden.

Die neueste Abhandlung über Schalenersatz von *E. Korschelt* führt noch dazu an, dass nach eigenen und fremden Untersuchungen zur Ausbesserung von Schalendefekten Schalenstücke anderer Arten und sogar feste Körper wie Nussschalen verwandt würden.

Literatur.

Barfurth, D., Arch. f. microsc. Anat. 22, 473, 1883.
Biedermann, W., Jena. Zeitschr. f. Naturw. 36, 1901.
Carrière, Justus, Studien über die Regenerationserscheinungen bei den Wirbellosen. Würzburg 1880.
Crampton, H. E., Arch. f. Entw.-Mech. 3, 1896.
Czerny, A., Arch. f. Entw.-Mech. 19, 1905.
Dawydoff, C., Zool. Anzeiger 25, 1902.
Korschelt, E., Arch. f. Entw.-Mech. 30, II. T., 281, 1910.
Simroth, H., Mollusken in *Bronn's* Classen und Ordnungen 3. Bd. 1909.
Spallanzani, L., Prodromo di un opera ad imprimersi sopra le riproduzioni animali, Modena 1768.

Die Regeneration bei den Tunicaten.

Die Fähigkeit zur Knospenbildung, zur Längs- und Querteilung bei den Tunicaten erläutert das bei diesen Tieren vorhandene, hoch ausgebildete Regenerationsvermögen.

E. Schultz bestätigte die Beobachtungen von *Driesch* an Clavellina über Regeneration des abgeschnittenen Kiemenkorbes, die einmal als einfache Regeneration, das andere Mal als Reduction mit nachfolgender Wiederherstellung auftritt.

Werden beide Gonaden entfernt, so entstehen sie neu aus einer Gruppe zuerst freier Mesenchymzellen.

Es ist richtig, wie *Schultz* auch hervorhebt, dass „wir hier das Gegenteil einer reinlichen Scheidung der Genitalzellen von den somatischen“ haben; nur muss hinzugefügt werden, dass die Ascidien sich darin gerade so verhalten, wie die Pflanzen und auch die Polypen, die ebenfalls durch die Entfernung „der Gonaden“ nicht steril werden, sondern die Gonaden aus indifferenten Zellen wieder ersetzen.

Es ist nötig, auf die Entwickelung der Clavellina zurückzugehen und festzustellen, ob in früher embryonaler Periode wirkliche Geschlechtszellen beiseite gebracht wurden, um später aus ihnen ausschliesslich die Geschlechtsproducte zu bilden.

Literatur.

Caullery, M., Bull. sc. d. France et Belg. 27, 1895.
Driesch, H., Arch. f. Entw.-Mech. 14, 256, 1902.
Chabry, L., Journ. d. l'anat. et phys. 13, 1887.
Crampton, H. E., New York. Acad. of Sc. 10, 1897.
Loeb, J., Untersuchungen zur physiol. Morphologie der Tiere. II. 1892.
Schultz, E., Arch. f. Entw.-Mech. 24, 503, 1907.
Schultze, L. S., Jenaische Zeitschr. 33, 1899.

Die Regeneration bei Wirbeltieren.

Spallanzani machte die ersten Mitteilungen über den Wiederersatz abgeschnittener Salamandergliedmassen.

Philippeaux verdanken wir den Nachweis, dass bei den regenerationsfähigen Amphibien eine Verletzung des Schulter- oder Beckengürtels keine Regeneration auslöst. Auch die Tatsache, dass nur dann eine Neubildung einer freien Gliedmaasse erfolgt, wenn ihre Knochen verletzt sind, nicht aber wenn ein Teil des Gliedes in einem Gelenke entfernt wurde, geht auf denselben Experimentator zurück.

Aldrovandus gab die erste Abbildung von doppelschwänzigen Eidechsen, die auch *Plinius* und *Gessner* bekannt waren. *Leydig*, der grosse Naturfreund und vergleichende Anatom, berichtet über ähnliche Funde.

Die Entstehung dieser Gabelschwänze erklärte *Glückselig* an einem Eidechsenmännchen, das im Kampf mit einem anderen zwei Drittel seiner Schwanzwirbelsäule verloren hatte. Die Wunden lagen am Schwanzstummel und dorsal dazu. Das Tier regenerierte aus der Endwunde einen neuen Schwanz und aus der dorsalen Verletzung einen zweiten.

Es kommt somit auf die Art der Verletzung an, ob zwei- oder dreizinkige Gabelschwänze sich neubilden; eine Erfahrung, die an Polypen und an den abgebissenen oder abgeschnittenen Schwänzen von Batrachierlarven und erwachsenen Urodelen, sowie an den Gliedmaassen beider leicht zu bestätigen ist.

Die Fischflossen können regeneriert werden.

Jäckel, *Kinel*, *Bordage*, *Barfurth* und *Werber* beschreiben Regenerationserscheinungen am jungen Schnabel verschiedener Vogelarten. Epithel, Knochen, Bindegewebe waren neugebildet, die Drüsen fehlten. *Jan Kinel* hat bei Tauben Regeneration der Knochen des Schädels, des Brustbeines und der Finger beobachtet. Im allgemeinen kann man sagen, dass die Regeneration bei den Wirbeltieren und namentlich bei den Säugetieren auf lokale Wucherung der Gewebezellen beschränkt sei, wie das in dem folgenden Kapitel weiter ausgeführt werden soll.

Literatur zur Regeneration bei Wirbeltieren.

Aldrovandus, U., De quadrupedibus digitatis oviparis 1637 p. 635.
Barfurth, D., Ergebnisse d. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte 9, 1899, 13, 1903.
Bordage, E., Compt. rend. Soc. biolog. Paris 5, 1898.
Brindley, H. H., Proceed. Cambridge phil. Soc. 10, 1900.
Broussonet, M., Hist. d. l'acad. royale d. sciences 1786.
Egger, E., Arbeiten d. zool.-zoot. Inst. Würzburg 1889.
Glückselig, Verhandl. des zool.-botan. Vereins in Wien 1863.

Jäckel, J., Zoologischer Garten 6, 1865.
Jan Kinel, Anatom. Anzeiger 36, 515, 1910.
Leydig, F., Histologie 1857, p. 62; Arten der Saurier 1872, p. 64.
Morgan, T. H., Arch. f. Entw.-Mech. 10, 1900.
Müller, H., Würzburger Verh. 1852. Abh. der Senckenberg. Naturf.-Ges. 5, 1864—65.
Nusbaum, J. u. *Sidoriak, S.*, Arch. f. Entw.-Mech. 10, 645, 1900.
Philippeaux, Compt. rend. 1866—1867.
Piana, G., Ric. Lab. d. Anat. norm. di Roma 4, 1894.
Plinius secundus, Histor. nat. Vol. II, lib. 9, 46. Soc. Bipontinae 1783.
Redi, Osservazioni intorno algi animali viventi 1684, Tav. 2.
Spallanzani, Prodromo 1768.
Werber, J., Arch. f. Entw.-Mech. 28, 661, 1909.

Literatur zur Regeneration von Gliedmassen und Körperanhängen.

Byrnes, E. F., Anat. Anz. 15, 1898.
Eyclesheimer, A. C., Biol. Bull. 10, 1906.
Goette, A., Entwickelung und Regeneration des Gliedmassenskelets der Molche. Tübingen 1869.
Harrison, R. G., Arch. f. Entw.-Mech. 7, 1898.

Die Regeneration der Gewebe.

Die Regeneration der Gewebe geht bei den höheren Tieren sicher von den Zellen der einzelnen Gewebsarten aus, so dass das Epithel nur Epithel, die Muskeln nur Muskeln usf. zu regenerieren imstande sind.

Ein wichtiges Hilfsmittel beim Studium dieser Vorgänge ist die Kenntnis der mitotischen Teilungsvorgänge in den Zellen geworden. Dieser Fortschritt in der Lehre von den Form- und Lebenserscheinungen der Zelle ist so bedeutungsvoll, dass erst nach der Entdeckung der Mitose eine sichere Entscheidung in der Lehre von der Regeneration der Zellen und Gewebe möglich wurde.

Die Epithelzellen:

Das Epithel ist je nach den ihm gestellten Aufgaben ein- oder mehrschichtig und verschieden an Gestalt. Bei den einschichtigen Epithelien, wie in den Drüsen oder in der Epidermis niederer Tiere, kann somit der Ersatz nur in der Fläche vor sich gehen; alle Zellen müssen die Fähigkeit zur Regeneration besitzen. Wird eine Epithelschicht verdickt und nimmt dabei die Zahl der Schichten zu, so geht der regelmässige Ersatz, wie in der Epidermis oder dem Cornealepithel der Wirbeltiere leicht nachzuweisen ist, von der basalen Zellschicht, der Keimschicht, und nur selten von einer höher gelegenen Schicht aus. Die Zellen und ihre Abkömmlinge steigen aus der Tiefe in geraden Säulen auf. Ist das Grössenwachstum des betreffenden Organes abgeschlossen, so findet keine Ausbreitung in der Fläche mehr statt.

Ganz anders verhält es sich bei mehrschichtigem Epithel, wenn kleinere oder grössere Bezirke desselben völlig entfernt werden. Selbstverständlich kann ein solcher Bezirk nicht mehr von dem ihm einst zugehörigen Epithel von neuem bedeckt werden. Die Frage woher der Ersatz komme und wie die Neubildung erfolge, ist von *A. Peters* am Cornealepithel gelöst und von *Ranvier*, der von *Peters* Abhandlungen keine Kenntnis erhalten hatte, mit demselben Ergebnis behandelt worden.

Es wandern nämlich bei Epitheldefekten die wieder amöboid gewordenen Zellen der Nachbarschaft in das Wundgebiet ein und decken es mit einer einfachen Lage stark gedehnter und abgeplatteter Zellen. Erst nachher wird der Verlust durch mitotische Teilung ersetzt, und die entblösste Stelle wieder mit mehrschichtigem Epithel versehen. Auch einschichtige Zellagen werden zuerst amöboid und strecken sich stark, um Defekte primär zu decken. Ist dies geschehen, so sind die zur Mitose nötigen Vorbereitungen so weit gediehen, dass das Fehlende durch Neubildung ergänzt werden kann. Das hat *A. Peters* an dem Endothel der Membrana Descemeti nachgewiesen.

Die beigegebenen, nach meinen und *A. Peters*, aus den Jahren 1883 bis 1885 stammenden, alten Präparaten gezeichneten Abbildungen stellen den Regenerationsvorgang an der Cornea von Fröschen nach Entfernung des Epithels in geringer Ausdehnung und ohne Verletzung des Hornhautbindegewebes dar.

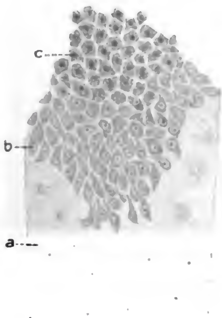


Fig. 13.

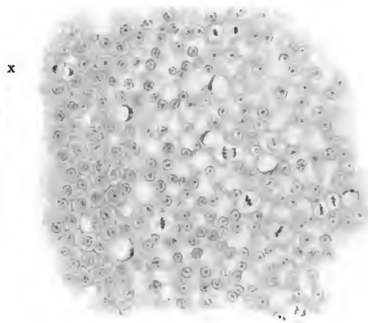


Fig. 14.

In Fig. 13 von einer regenerierenden Cornea der Rana esculenta 15 Stunden nach der Entfernung des Epithels liegt das Cornealbindegewebe bei a noch frei zutage: bei b, am Defektrande, sind die Epithelzellen gestreckt, einschichtig; bei c, im unverletzten Epithelbereich, ist die Zellenmosaik erhalten und die Epithelien mehrschichtig, was in der Zeichnung durch eine tiefere Tönung, der Färbung der Flächenpräparate entsprechend, angedeutet ist.

In Fig. 14 sind an der Stelle des alten Defektes Epithelzellen zum Teil in Mitose, aber erst in einfacher Schicht vorhanden. Mitosen finden sich auch bei x, in dem nicht verletzten Gebiet, wo sie in normalen Hornhäuten nicht zahlreich zu finden sind, aber, wie Fig. 15 zeigt, zur Zeit der Regeneration sich häufen.

Fig. 14 und 15 stammen von Rana fusca aus wärmerer Jahreszeit als Fig. 13. Daher sind hier schon nach 20 Stunden die Regenerationsvorgänge,

einfache neue Zellschicht im Defektbezirk und Mitosen in der ganzen Cornea, viel weiter vorgeschritten als bei Fig. 13 von Rana esculenta bei niederer Temperatur.

Regenerationsvorgänge der Drüsenepithelien auf mitotischer Grundlage werden zuerst von *Pfitzner*, *Gaule* und *M. Nussbaum* beschrieben. *M. Nussbaum* wies zugleich an den einzelligen Drüsen von Argulus foliaceus nach, dass die Secretion nicht mit Auflösung und Untergang der Zelle identisch sei. Die Zelle kann öfter Secrete bilden und abgeben. Der einzelne Secretionsakt, der sich aus mehreren Phasen zusammensetzt, bedingt ebensowenig das Auftreten der Regeneration, als alle Drüsenzellen imstande sind, mehrmals Secrete zu bilden. Die Lebensdauer der Zellen ist eine ungemein verschiedene und muss für jede Zellart besonders festgestellt werden.

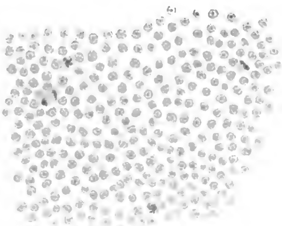


Fig. 15.

Es kann experimentell leicht gezeigt werden, dass Kaulquappen mit unversehrter Epidermis auch in bacterienhaltigem Wasser sich fortentwickeln, aber nach der geringsten Abschabung der Epidermis an Infektion zugrunde gehen. Offenbar zielen beim Ersatz verloren gegangener Epithelien die Heilungsvorgänge darauf hin, das freiliegende Bindegewebe so schnell als möglich wieder mit einer schützenden Epitheldecke zu überziehen; daher die Abwanderung der fertigen Zellen in den Defekt, die sich schneller vollziehen kann als die Neubildung von Zellen. Auch diese können erst durch eine Ortsbewegung in das verletzte Gebiet gelangen.

Ist das Bindegewebe mitverletzt und dadurch nicht allein eine entblösste Fläche, sondern ein Spalt entstanden, so überziehen ihn die amöboid gewordenen Epithelien, wie dies *Ranvier* gezeigt hat, bis zu der Stelle, wo die vorläufige Verklebung der Wundränder reicht. Bei der weiteren Heilung der Bindegewebswunde werden dann öfter Epithelinseln abgesprengt, die in der fertigen Narbe spurlos zugrunde gehen.

Bei flachen Defekten der Epidermis beteiligen sich am Ersatz der neuen Epitheldecke nach *Ribbert* nicht allein die Oberflächenepithelien, sondern auch die Zellen der Hautdrüsen. Es entstehen auf diese Weise kleine Epithelinseln an der Oberfläche, die durch Zusammenfliessen eine zusammenhängende Decke bilden. Sind die Epithelverluste breiter, als dass sie durch die geschilderten Vorgänge ersetzt werden können, so hilft man dem Heilungsvorgang durch Auflegen kleiner Stücke von Epithelhäutchen oder flach abgeschnittener Hautstückchen nach (Transplantation nach *Reverdin* oder *Thiersch*).

Lücken in Schleimhäuten werden in derselben, eben von dem Epithel der Körperoberfläche geschilderten Weise ersetzt.

Es sind aber nicht immer Verletzungen, die eine Wucherung der Epithelien anregen; nicht allein zum Zweck des Ersatzes tritt eine Vermehrung verloren gegangener Teile ein.

Die eigenartigen Wachstumsverhältnisse der bösartigen epithelialen Neubildungen lassen den Gedanken nicht schwinden, durch das Studium der Entwickelung der Geschwülste auch die Ursachen ihrer Entstehung aufzufinden. Daher ist jeder Versuch, die Wucherung des Epithels künstlich zu erzeugen,

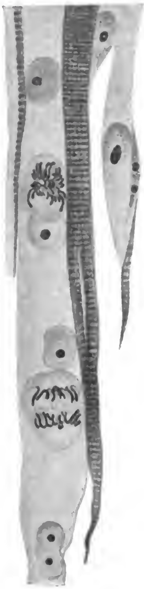


Fig. 16.

Spaltung der mittleren Fibrille einer Muskelfaser mit vermehrtem Sarcoplasma und Mitosen der zahlreichen Kerne im Regenerat des Schwanzes. (Siebenter Tag nach der Verletzung beim Schwimmtier.)

Nach *W. Harms*, *Pflueger*'s Arch., Bd. 132, Tafel XIII, Fig. 20.

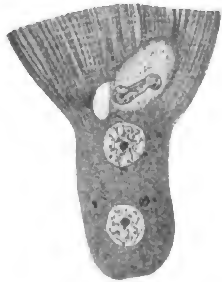


Fig. 17.

Terminale Muskelknospe einer Kaulquappe.

Nach *W. Harms*, ebenda, Fig. 18.



Fig. 18.

Knospe am terminalen Ende einer Muskelfaser von Triton taeniatus.

Nach *W. Harms*, ebenda, Fig. 19.

als ein weiterer Schritt zur Lösung dieser hochbedeutenden Frage zu begrüssen. Nach dieser Richtung liegen Versuche von *B. Fischer* vor. Seine Experimente beweisen, dass nach Einspritzung einer fremdartigen Substanz in das Bindegewebe das Epithel der Oberfläche und, wie *Fiorito* hinzufügt, auch das der Haarbälge in die Tiefe wächst. Es geht wieder zurück, wenn der Vorrat des Reizmittels — in diesem Falle eine Lösung von Scharlachrot oder

Sudan III in Olivenöl — erschöpft ist. Vorläufig allerdings ist durch diesen, auch an und für sich höchst wichtigen Versuch die Entstehung eines Carcinoms noch nicht erzielt worden.

Die Muskeln.

Die Regeneration der Muskelfasern geht bei höher differenzierten Tieren, den Wirbeltieren sicher, von altem Muskelgewebe aus. Die Art des Ersatzes ist je nach dem zur Untersuchung gewählten Objekt verschieden. *Barfurth* erbrachte den Nachweis, dass beide bis dahin einander schroff gegenüberstehenden Theorien, die der Sarcoblasten und die Knospentheorie, auf wirklich beobachteten Tatsachen sich aufbauen und wegen der Verschiedenheit des Untersuchungsmaterials zu hinfälligen Kontroversen führten.

In neuester Zeit hat *Harms* an besonders günstigem und überdies durch geeignete Versuchsbedingungen vorteilhaft beeinflusstem Objekt das gleichzeitige Vorkommen von Sarcoblasten und Knospen nachgewiesen. Sarcoblasten entstehen, wenn das Sarcoplasma sich vermehrt, seine Kerne sich mitotisch teilen und dem abgespaltenen Ganzen Fibrillenzüge der alten Muskelfaser beigegeben werden. Die Knospung besteht in einem endständigen Wachstum des Sarcoplasmas einer alten Faser, der mitotischen Vermehrung der Muskelkerne in diesem Knospungsbereich und dem Unterbleiben einer Zugabe von alten Fibrillen. Es ist somit für beide Fälle das Wesentliche in dem Vermehrungsprozess von Protoplasma und Kernen der alten Muskelfasern zu finden, die auch ohne Beigabe alter Fibrillen zur Neubildung von Muskelfasern führen.

Neben *Harms* haben *L. Jores* und *A. Schmid* auf die günstige Beeinflussung der Muskelregeneration durch die Funktion hingewiesen. *Jores* konnte zeigen, dass durch schwache faradische Ströme gereizte, transplantierte Muskelstückchen regenerierten, während untätige unter sonst gleichen Bedingungen zugrunde gingen.

Die Regeneration des glatten Muskelgewebes ist bei niederen Tieren der Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Bei höheren Tieren hat *Pfitzner* die ersten Angaben darüber gemacht; hier geht die Neubildung von den der Wunde benachbarten alten Muskelzellen aus.

Die Nerven.

Für die Beurteilung der Regenerationsvorgänge im Nervensystem sind neben einer Reihe von voraufgehenden Untersuchungen die Experimente *R. G. Harrisons* entscheidend geworden. Namentlich erscheint mir seine Untersuchung über das Wachstum überlebender ausgeschnittener Ganglienzellen und ihrer Achsencylinder von einwandfreier, grundlegender Bedeutung. Der Versuch gehört zu den glänzendsten der gesammten experimentellen Morphologie. Er zeigt unwiderleglich, dass an Ganglienzellen Achsencylinder sprossen, sich verlängern und verästeln, somit erst sekundär sich mit den Endorganen oder anderen Ganglienzellen in Beziehung setzen.

An dieser Stelle die ganze Summe der verschiedenen Meinungen zu prüfen und im einzelnen vorzuführen, halte ich nicht für angebracht. Es kommt nur darauf an, die beweisenden Tatsachen kennen zu lernen. Es sind dies vor allem die Grundlagen der Neuronenlehre, an deren Aufbau *Bidder* und

Kupffer zuerst, dann *His*, *Golgi*, *Ramon y Cajal*, *Retzius*, *G. Harrison* sich in hervorragender Weise beteiligt haben.

Die Achsencylinder sind Fortsätze der Ganglienzellen. Man kann, wie dies *His*, *Ranvier*, *Ramon y Cajal*, *Keibel*, *M. Nussbaum*, *Schaper*, *Harrison* u. a. gezeigt haben, an vielen Stellen, namentlich am N. opticus, genau das Forschreiten des Wachstums der Achsencylinder von den Ganglienzellen aus

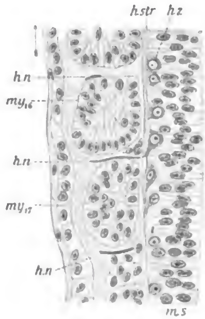


Fig. 19.

Aus einem schrägen Längsschnitt eines Lachsembryos von 43 Urwirbeln. Zwischen dem 16. und 17. Myotom (my_{16} und my_{17}) ist ein Achsencylinder hn einer Hinterstrangzelle (*Rohon*'sche Zelle) des Rückenmarks gelegen, der in der Fig. 20 auf eine noch längere Strecke getroffen wurde. Die Nervenfaser hat keine *Schwann*'sche Scheide. Vergr. 232 mal.

Nach *R. G. Harrison*, Arch. f. microsc. Anat., Bd. 57, Tafel XVIII, Fig. 5.

verfolgen. Dass die *Schwann*'schen Scheidenzellen mit der Verlängerung des Achsencylinders nichts zu tun haben, hat *Harrison* durch das Studium der *Rohon*'schen Fasern und durch die experimentelle Entfernung der *Schwann*'schen Zellen nachgewiesen. Die motorischen Fasern erreichen auch ohne *Schwann*'sche Zellen die Muskeln genau so, wie die *Rohon*'schen Zellen ohne die *Schwann*'schen Zellen ihre langen Achsencylinder aussenden. Wie will man sich überdies das Wachstum der Fasern denken, die ohne experimentellen Eingriff der *Schwann*'schen Scheide entbehren?

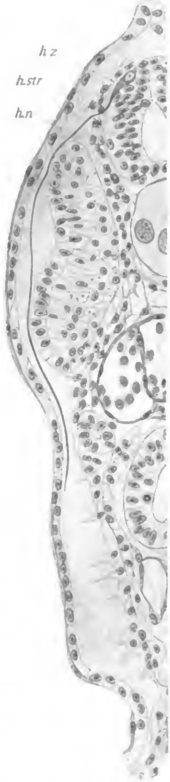


Fig. 20.

Lachsembryo mit 51 Urwirbeln. Der Fortsatz (hn) der Hinterstrangzelle hz geht bis in die Bauchwand. Vergr. 232 mal.

Ebenda, Fig. 6 zur Hälfte.

Demgemäss lässt sich die ganze Lehre von der Regeneration der Nerven so kurz zusammenfassen, wie dies *R. G. Harrison* in einem Referat (American Journal of Anatomy, Vol. VII, Febr. 1908) getan hat.

Durchschneidet man periphere Nerven, so degeneriert das periphere Ende in allen Fällen, wo die Verletzung so gross war, dass nicht eine protoplasmatische Vereinigung der getrennten Enden möglich wäre. Die Regeneration geht vom centralen Ende aus. Eine Autoregeneration findet nicht statt.

Hinzuzufügen wäre noch, was freilich praktisch sehr wichtig ist, dass die peripheren *Schwann*'schen Zellen das auswachsende centrale Ende des verletzten Achsencylinders wieder in die alten Bahnen leiten. Darauf gründen sich die chirurgischen Erfolge der Anfrischung und Verheilung alter Nervenstümpfe, an denen bis dahin noch keine Regeneration erfolgt war.

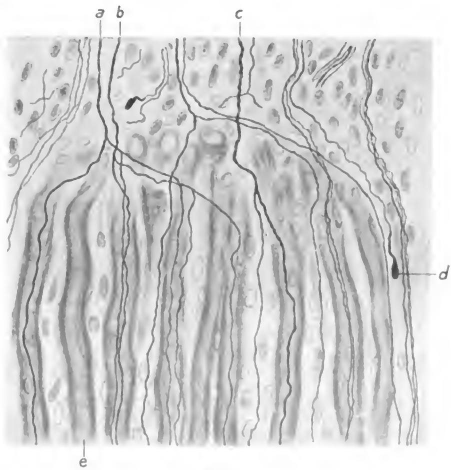


Fig. 21.

a und b Achsencylinder des centralen Nervenstumpfes, die in verschiedene *Schwann*'sche Scheiden des peripheren Endes eindringen; d Endanschwellung des auswachsenden Achsencylinders; c Teilung eines Achsencylinders in einen dicken Ast, der eine *Schwann*'sche Scheide aufsucht und einen dünnen Ast, der interstitiell verläuft; e leere *Schwann*'sche Scheide des peripheren Nervenstumpfes. (N. ischiadicus 56 Tage nach der Durchschneidung.)

Trabajos del Laboratorio de *S. R. Cajal*, T. IV, 180, Fig. 24, 1905.

Die Literatur der Nervenregeneration ist eine so reiche, dass eine erschöpfende Darstellung derselben ein Buch für sich erfordern würde. Aus den experimentellen Arbeiten, die zugleich das feinere microscopische Verhalten der Regeneration berücksichtigen, wähle ich noch zwei aus, die, mit verschiedenen Methoden ausgeführt, die Natur der Nervenneubildung im wesentlichen übereinstimmend darstellen. Es sind dies die 1901 erschienenen Arbeiten *A. Kühn*'s über die Regeneration durchschnittener Nerven der Froschhaut und die 1905 veröffentlichte Abhandlung *R. Cajal*'s über den Mechanismus der Regeneration

der Nerven nach Durchschneidung des N. ischiadicus Die Methode *Kühn*'s hat den Vorzug, alle Nerven ohne weitere Präparation und ohne jede Schädigung in Übersichtsbildern zur Anschauung zu bringen. *R. Cajal* dagegen konnte an Schnitten noch genauer als *Kühn* die feineren Vorgänge studieren. In keinem Falle wurde eine andere Regeneration als vom centralen Ende der durchschnittenen Nerven aus beobachtet: das periphere Ende ging zugrunde und von ihm blieb, wie *R. Cajal* nachwies, nur das Gewebe der Nervenscheiden erhalten, in die die auswachsenden centralen Enden der Achsencylinder hineingerieten; oft nur ein Achsencylinder, zuweilen zwei (in der Figur 21 rechts von e); manche Nervenscheiden enthielten aber auch, wie bei e, keine neuen Achsencylinder; auch interstitiell verlaufende neugebildete Fasern können gefunden werden. Die Achsencylinder wachsen von keulenförmigen Verdickungen aus weiter (s. Fig. 21 d) und teilen sich, wie es die Fasern a, b und c zeigen. Bei den niederen Tieren regeneriert sich ausser dem peripheren Nervensystem auch das centrale. Neubildung des Rückenmarks kann bis zu den Amphibien aufwärts beobachtet werden, während bei den höheren Wirbeltieren das centrale Nervensystem gegen Verletzungen überaus empfindlich ist, aber auf den Reiz nicht mit Ersatzvorgängen reagiert, wie dies *Schiefferdecker* 1876 gezeigt hat. Daran ändern auch die neueren Erfahrungen über das Auftreten von Anfangsstadien einer Regeneration im Rückenmarke nichts, wie sie mit den Methoden von *Ramon y Cajal* und *Bielschowsky* in neuerer Zeit gemacht wurden. In keinem Falle ist die Gebrauchsfähigkeit wieder hergestellt worden. Auf einem frühen Stadium schon hörten die Regenerationsvorgänge auf, und das Neugebildete ging wieder zugrunde. Dies ist um so bemerkenswerter, als die Regenerationsfähigkeit der Nervenfasern im Gegensatz zu den Nervenzellen auch beim Menschen eine fast unbegrenzte ist und oft noch nach Jahren von alten, nur neu angefrischten centralen Stümpfen aus angeregt werden kann.



Fig. 22.

Auswachsen der Achsencylinder des oberen centralen Endes eines durchschnittenen Nervenstammes in den Bereich des degenerierten peripheren Endes, zehn Monate nach der Operation (Froschhaut nach der *Nussbaum*'schen Methode präpariert; die regenerierten und wieder markhaltig gewordenen Nerven sind durch Überosmiumsäure geschwärzt. Die degenerierten peripheren Stümpfe sind blass.) Nach *A. Kühn*, Arch. f. micr. Anat. Bd. 57, 471, 1901, Fig. 9.

Die Regenerationsfähigkeit des Nervensystems der niederen Tiere ist so gross, dass nicht allein etwa motorische Zellen durch Teilung und Wanderung wieder motorische Zellen zu bilden und an den rechten Ort zu bringen vermögen. Ein Regenwurm bildet vom Rumpf aus sogar einen neuen Schlundring und bei den Planarien, den Schnecken und anderen Wirbellosen entstehen am geköpften Tier neue optische Ganglien, obschon die Rumpfpartie selbst keine Augen und keine dazu gehörigen Ganglien besitzt.

Das Bindegewebe.

Die Lehre von der Regeneration des Bindegewebes hat im Laufe der Zeiten nicht geringere Wandlungen durchgemacht als die der übrigen Gewebe. Den Arzt interessiert sie um so mehr, als die Narben nach Verletzungen zwar

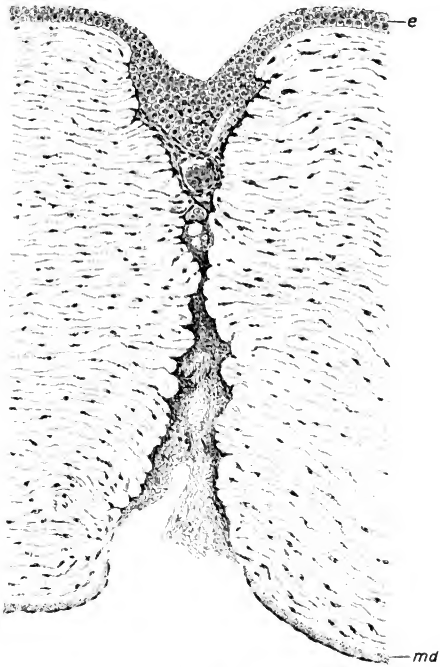


Fig. 23.

Regeneration an einer bis in die vordere Kammer reichenden Hornhautwunde eines Kaninchens vier Tage nach der Verletzung.

von Epithel wieder gedeckt werden, aber bei den höheren Tieren, soweit es sich um den alten Wundbereich handelt, doch im Wesentlichen aus Bindegewebe bestehen, wenn auch Nerven und Gefässe durch die Narbe verlaufen. Nachdem man sich davon überzeugt hatte, dass die einst vielbewunderte Theorie von der Narbenbildung aus weissen Blutkörperchen nicht den Tatsachen entspreche, ist man heutzutage wohl allgemein der Ansicht, dass das Bindegewebe aus Bindegewebe regeneriert

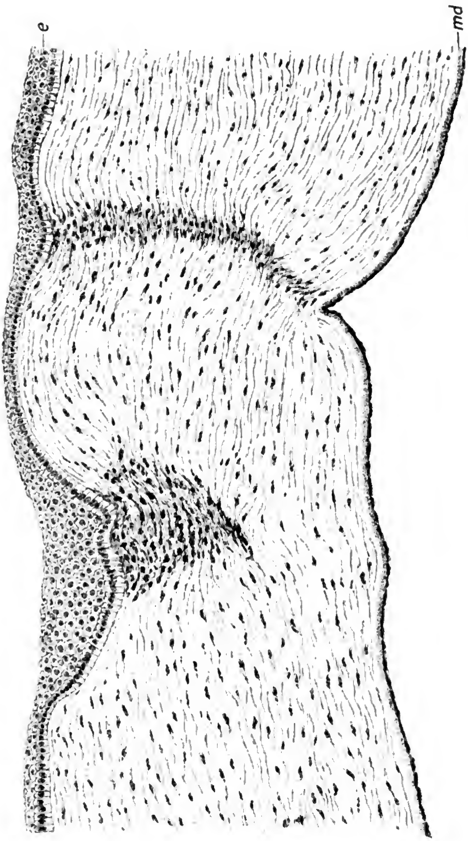


Fig. 24.

Regeneration von Epithel und Bindegewebe der Hornhaut eines Kaninchens fünfzehn Tage **nach der Verletzung.** Der untere Schnitt durchtrennte nur das Epithel und die Hälfte der **Hornhautsubstanz.** Der oben gelegene ging bis in die vordere Kammer. Beide Präparate **sind in** *Flemming*'scher Flüssigkeit konserviert, und senkrecht zur Ebene der Verletzungen **geschnitten.** e das Hornhautepithel, md die Membrana Descemeti. Fig. 23 u. 24 nach *Ranvier*, in Arch. d'anatomie microscopique, T. 2, Pl. 7bis, Fig. 12 et 13, Paris 1898.

werde; seine Regeneration macht somit keine Ausnahme von dem allgemein gültigen Gesetz der Geweberegeneration.

Eine meisterhafte Schilderung der Bindegeweberegeneration verdanken wir *Ranvier*, der das klassische Objekt für Regenerationsstudien, die Cornea, gleichfalls für seine Zwecke benutzt hat. Seichte Einschnitte in das Cornealgewebe verkleben durch Aussenden neuer Fortsätze der durchschnittenen fixen Hornhautzellen. Die Ränder durchdringender Wunden werden zuerst durch Fibrinfäden einander genähert. Dann findet eine mitotische Vermehrung der Hornhautzellen statt, die nach 15 Tagen beim Kaninchen dicht gehäuft in der jungen Narbe liegen. Das Fibrin ist nach sechs Tagen geschwunden, und statt seiner übernehmen die Fortsätze und Fibrillen der fixen Hornhautzellen die Vereinigung der Wundränder.

Die beiden, der zweiten Abhandlung *Ranvier*'s entnommenen Abbildungen zeigen die Veränderungen, welche das Bindegewebe und das Epithel bei durchdringenden und bei seichten Hornhautwunden erleiden. Fig. 23 stellt auf einem Schnitt den Zustand einer Cornea des Kaninchens dar, vier Tage nach Anlegung einer Wunde bis in die vordere Augenkammer. Das Epithel ist weit in den Spalt hineingerückt und von den zur ersten Verklebung der Wundränder im Bindegewebe ausgeschiedenen Fibrinfäden zum Teil in kleinen Inseln abgesprengt. Die Fig. 24 ist nach einem Präparat entworfen, das von einer Kaninchenhornhaut stammt, in die ein seichter (unten in der Figur) und ein durchgehender Schnitt (oben in der Figur) gemacht worden war. An der Narbenstelle sind die Bindegewebszellen vermehrt; das Epithel ist dort noch verdickt und zwischen den beiden Narbenstellen dünn ausgezogen. Die Abbildung erläutert zugleich den wichtigen Fund *Ranvier*'s, dass durchdringende Wunden schneller heilen als oberflächliche. Denn sowohl Epithel wie Bindegewebe sind in der oben liegenden, bis in die Membrana Descemeti hineinreichenden Narbe schon weiter zur Norm zurückgekehrt als in der unteren, oberflächlichen.

Ranvier erklärt dies aus dem Fehlen der Fibrinausscheidung in den oberflächlichen Schnittwunden; es fehlt der wie eine Naht wirkende elastische Zug der Fibrinfasern in den seichten Schnitten, da das Fibrin nur von dem Kammerwasser ausgeschieden wird und die Fasern und ihre die Wundränder vereinigende Wirkung nur bei penetrierenden Hornhautwunden, wie sie bei der Staaroperation etwa gemacht werden, zur Geltung kommen kann.

Die Regeneration des Knorpels ist für Amphibienlarven in neuerer Zeit von *H. Wendelstadt* untersucht worden. Die Zellen des erhaltenen Knorpelrestes teilen sich mitotisch und ergänzen so das Verlorene. Bei Säugetieren ist die Knorpelregeneration sehr träge und unvollständig. Für den Knochen hat *Wendelstadt* bei Tritonen durch eine grosse Zahl von Versuchen festgestellt, dass das Periost den Ausgangspunkt der Neubildung abgibt. Wie Fig. 25 erläutert, wuchern die Zellen des Periostes und vermehren sich durch Mitose. Aus den neu entstandenen Zellen wird hyaliner Knorpel gebildet, so dass, wie das schon lange bekannt ist, in dem entstandenen Callus das dem Knochenbildungsprozess voraufgehende knorpelige Stadium auch bei der Regeneration wieder auftritt. Ebenso ist es von Bedeutung, dass vor jeder Regeneration im Knochen das nicht lebensfähige Gewebe resorbiert wird; ein

Vorgang, der sich bei Knochenbrüchen jedenfalls in gleicher Weise einstellen wird, wie an den abgesplitterten Knochenstücken, die nicht weiter ernährt werden und deren Resorption von *Wendelstadt* genau verfolgt wurde. Die Entfernung der überschüssigen toten Knochensubstanz wird von Riesenzellen besorgt, d. h. von jenen Zellen, die in der normalen Histologie als Ostoclasten bezeichnet werden.

Beim Vogel geht die Knochenneubildung vom Periost aus (*Maass*).

Bei den Säugetieren und dem Menschen beteiligen sich an der Neubildung von Knochengewebe das Periost und in den Markräumen, wozu auch die *Havers*'schen Kanäle gehören, die Osteoblasten.

Bei gut reponierten Brüchen treten in dem wuchernden Periost nur vereinzelte Knorpelzellen oder kleine Knorpelinseln auf, so dass schon am 10. bis 13. Tage ein gebrochener Knochen an den Bruchenden neugebildete Knochensubstanz enthält.

Nur wenn die Bruchstelle nicht unbeweglich festgelegt ist, entsteht durch Reibung an den Bruchenden ein dicker knorpeliger Callus. Wie *Koller* und *Hanau* nachgewiesen haben, ist dies sogar bei Belegknochen der Fall, die während der embryonalen Periode kein knorpeliges Stadium durchgemacht haben.

Somit würde die Knochenregeneration bei allen Wirbeltieren in ähnlicher Weise vor sich gehen wie bei der ersten Entwickelung: freilich mit dem Unterschiede, dass wie beim Embryo das Knorpelstadium ausfallen, es unter gewissen Bedingungen beim Erwachsenen wieder auftreten kann. In anderen Fällen wird aber auch beim Erwachsenen die Knorpelbildung auf das geringste Mass beschränkt und zwar dann, wenn die Heilung in möglichst reizloser Form verläuft. Demnach würden Reizungen die Knorpelbildung begünstigen, wie dies auch *Roux* schon hervorgehoben hat.

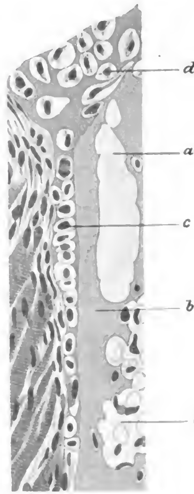


Fig. 25.

a alte Markhöhle, b alter Knochen, c gewuchertes Periost, das allmählich in den Knorpel d übergeht und schon vorher Mitosen und Knorpelsubstanz aufweist. Präparat von einem regenerierten Tritonenvorderarmknochen, 19 Tage nach der Verletzung.

Nach *H. Wendelstadt*, Arch. f. mier. Anat., Bd. 63, Tafel 42. Ausschnitt links oben aus Fig. 28.

Grössere Knochenlücken heilen bei Säugetieren nicht vollständig aus, und müssen durch Deckung mit Knochen aus der Nachbarschaft, an denen das Periost erhalten ist, geschlossen oder durch umbiegsame Schutzmittel vor Schädigung geschützt werden.

Das Blut.

Die Neubildung des Blutes geht nicht in den Gefässen vor sich; sie spielt sich im Knochenmark für die roten Blutkörperchen ab. Die roten Blut-

körperchen der Säugetiere sind, wie im Embryo, kernhaltig. Nach starken Blutverlusten werden kernhaltige rote Zellen auch im kreisenden Blute gefunden. Im Knochenmark und den Lymphdrüsen werden weisse Blutkörperchen gebildet.

Die verlorene Blutmasse wird sofort nach dem Aderlass durch den Rücktritt der Gewebesäfte in das Blutgefässystem soweit als möglich wieder ersetzt. *M. Nussbaum* hat dies im Jahre 1878 durch spektroskopische Untersuchung des Blutes von Tieren, denen nach Injektion von indigschwefelsaurem Carmin Aderlässe gemacht wurden, nachweisen können. Ist das Indigcarmin aus dem Blut schon in die Gewebe übergetreten, so geht dieser gelöste Farbstoff selbst während des Aderlasses in den Blutstrom zurück, während er sonst durch die Drüsen ausgeschieden worden wäre.

Die Gefässe.

Die Regeneration der Gefässendothelien, die Neubildung von Capillaren tritt bei jeder Entzündung und jeder Wundheilung mit voraufgehender Verletzung der Gefässe ein. Dabei sprossen die alten Endothelzellen zu gleich anfangs hohlen Röhren, oder die anfangs soliden Fortsätze weichen später auseinander; sie wachsen auf andere neugebildete Capillaren zu; die trennenden Wände fallen und kommunizierende Röhren werden hergestellt, die dann vom Blut wieder durchströmt werden können. Wie sich kleinere Arterien und Venen neubilden, ist noch nicht hinreichend aufgeklärt.

Literatur.

Arnold, E., *Virchow's* Arch. Bd. 53 und 54.
Fraisse, P., Die Regeneration von Geweben und Organen. Cassel und Berlin 1885

Die Regeneration der Organe.

Es kann selbstverständlich an dieser Stelle nur die Regeneration der Organe höherer Tiere behandelt werden, da bei denjenigen Tieren, die aus Teilen des Leibes das Ganze wieder aufbauen können, eine besondere Prüfung, wie sich die einzelnen Organe dabei verhalten, von nur untergeordnetem Wert sein kann.

Dabei zeigt sich, wie namentlich *Ribbert* feststellte, dass bei den Säugetieren Schilddrüse und Drüsen mit Ausführungsgang, wie Leber, Niere, Speicheldrüsen, aber auch die Lymphdrüsen selbst bei Säugetieren einer kräftigen Regeneration nach Gewebsverlusten fähig sind.

Ponfick hat die Leber aus einem restierenden Viertel oder Achtel gar sich völlig regenerieren sehen.

Die Geschlechtsdrüsen, das gilt sowohl für Hoden als Eierstock, regenerieren sich aus Teilen derselben.

Bei Amphibien sind sogar die Lungen aus kleinen Resten regenerationsfähig; auch das Pankreas und die Hoden und Eierstöcke ergänzen sich aus kleinen Resten. Nur Hirn und Rückenmark haben bei den Säugetieren eine geringe Regenerationskraft, während bei den Urodelen das Rückenmark selbst auf grosse Strecken neugebildet werden kann.

Es ist also nicht allein die Aussenfläche des Körpers mit ihren Anhängen, welche Schädlichkeiten gegenüber Regenerationsfähigkeit besitzt; von den inneren Organen gilt dasselbe. Es verdient sogar besonders hervorgehoben zu

werden, dass bei den Wirbeltieren die inneren Organe länger regenerationsfähig bleiben als die äusseren Teile. Während beim erwachsenen Frosch ein amputiertes Bein im günstigsten Falle einen vernarbten Stumpf hinterlässt, regenerieren sich alle drüsigen Organe aus oft nur geringen Resten.

Von allen diesen Regenerationen innerer Organe verdient die Regeneration der Linse eine etwas ausführlichere Besprechung.

Die Regeneration der Linse.

Zu denjenigen Teilen, welche nach Verletzungen und Verstümmelungen bei Urodelen leicht ersetzt werden, gehört auch das Auge. *Bonnet* und *Blumenbach* beschrieben in den achtziger Jahren des achtzehnten Jahrhunderts die auffallende Beobachtung, dass ein zum grössten Teil entferntes Auge eines Molches in allen fehlenden Stücken völlig neugebildet wird. Die Beschreibung der feineren Vorgänge bei dieser Regeneration, namentlich die der Linse gab zuerst *Collucci*.

Darauf ist das Problem der Linsenregeneration von *Collucci* und *G. Wolff* bei erwachsenen Urodelen in Fluss gebracht und von *Spemann*, *Lewis*, *Mencl*, *H. D. King* und *E. T. Bell* an Batrachierlarven, von *Barfurth* und *Dragendorff* an Hühnerembryonen weiter verfolgt worden. Beim Menschen wurden nach Staaroperationen ebenfalls unerhebliche Regenerationsvorgänge am Epithel der vorderen Kapselwand gefunden.

Wessely konnte sogar am wachsenden Säugetierauge eine Regenerationsfähigkeit der Linse nachweisen. Die Linse wurde in ihrer Kapsel neu gebildet. Der Augapfel verkleinerte sich jedoch nach dem operativen Eingriff.

Wurde bei erwachsenen Tritonen die ganze Linse entfernt, so bildete sie sich vom Epithel der Augenblase am oberen Rande der Iris neu. Diese zuvor pigmentierten Zellen, die den vorderen Rand der sekundären Augenblase darstellen und die Pigmentzellenlager der hinteren Iriswand bilden, nehmen an Zahl zu, verlieren ihr Pigment, schichten sich zu einer Kugel von Linsenfasern, lösen sich schliesslich von dem Orte ihrer Entstehung ab und wandern in das Pupillargebiet ein.

Die von *Fischel* entworfene Figur 26 stellt das Fortschreiten der Entwickelung einer neuen Linse aus der oberen Hälfte des Irispigmentepithels dar. Das vordere Epithelblatt ist, weil es auch in der Natur beim Regenerationsvorgang dunkel pigmentiert bleibt, stärker getönt. Es folgen sich die Stadien a, b, c, d, e. In c beginnt schon eine leichte Einschnürung am Irisrand die Ablösung des unpigmentierten Irisbläschens einzuleiten, die über d hinaus in e vollendet ist. Wenn auch nach der Entfernung der Linse der ganze Pupillarrand ähnliche und nur dem Grade nach verschiedene Umwandlungen erleidet und linsenähnliche Bildungen nach *Fischel*, *Barfurth* und *Dragendorff*, *Bell* u. a. sogar in der Retina auftreten können, so entsteht doch selbst nach Entfernung des oberen Irisrandes, wie dies *Fischel* zeigte, die neue Linse wiederum am oberen Irisrande.

Wie *Reinke* nachwies, kann man sogar ohne Verletzung der Cornea und der Iris die Linse von der Mundhöhle aus entfernen; trotzdem bildet der obere freie Irisrand die neue Linse.

Sind wir auch zurzeit nicht imstande, eine Erklärung für die Wahl des bestimmten Ortes bei der Neubildung der Linse zu finden oder zu geben, so liefern doch die Experimente an den Batrachierlarven einen Schlüssel für das Verständnis der eigenartigen Heteroplasie der Pigmentepithelien der Iris in eine neue Linse. Es braucht kaum darauf hingewiesen zu werden, dass die embryonale Linse aus der Epidermis gebildet wird.

Dem Bedürfnis entsprechend, die Entstehung der Formen zu begründen, erweckte es eine grosse Befriedigung, als *Spemann* für Rana fusca den Beweis geliefert hatte, dass die Linse sich unter der Entfaltung eines vom wachsenden Augenbecher ausgehenden Reizes entwickele. War dadurch die Entstehung des Augenbechers und seine Wachstumsrichtung auch nicht verständlicher geworden, so wurde der Wert der *Spemann*'schen Feststellungen sehr erhöht, als *W. H. Lewis* experimentell dieselben noch besser stützte. *Lewis* brachte entweder nackte Augenbecher unter die Epidermis anderer Körperanlagen oder deckte über entblösste Augenanlagen artfremde Epidermis. Es entstanden unter dem Einfluss des Augenbechers und seiner Berührung mit der Haut neue Linsen, die sich auch von der Haut abschnürten.

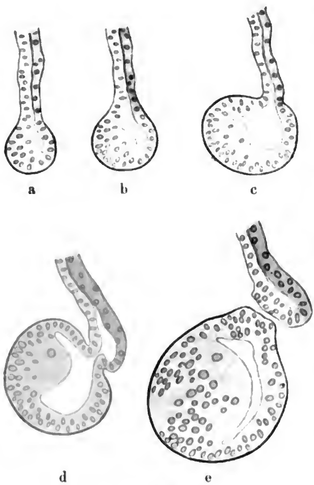


Fig. 26.
Arch. f. Entw.-Mech. 15. Bd. Textfig. pag. 92.
Erklärung im Text der vorigen Seite.

Nachher hat *Spemann* dann noch 1905 an Tritonenlarven den aus *Lewis* Versuchen abgeleiteten Satz: „Es gibt keine specifischen Linsenbildungszellen", durch eine andere Versuchsanordnung bestätigt, und *Bell* in den Jahren 1906 und 1907 gezeigt, dass eine Linse aus der Pigmentschicht der Retina, aus Gehirnsubstanz, aus dem Epithel der nasalen Anlage, von der Linse einer anderen Augenblase, allerdings nicht aus Entoderm entstehen könne. Dann aber gewann der schon 1903 von *E. Mencl* beschriebene Fall von Linsenbildung ohne Augenblase durch weitere Funde erhöhte Bedeutung.

H. D. King fand bei Rana palustris, dass auch ohne den Berührungsreiz des Augenbechers eine neue Linse gebildet werden könne; dasselbe wurde für Larven von Rana esculenta durch *Spemann* 1907 nachgewiesen.

In den S. 93 erwähnten Experimenten *Stockard*'s bildete sich in vielen Fällen eine Linse ohne nachweisbaren Antrieb von einer Augenblase. Da aber die Retina in *Stockard*'s Untersuchungen gewöhnlich sich mangelhaft entwickelte und grosse Linsen bei ganz kleinen Netzhäuten gefunden wurden, so

bleibt es meiner Meinung nach unentschieden, ob in den *Stockard*'schen Versuchen vor der Zeit, wo die Untersuchung des einzelnen Falles einsetzte, nicht doch noch, später allerdings zugrunde gegangene Spuren einer Augenblase vorhanden waren. Denn *Stockard* gibt selbst an, dass, wenn die Augenblase nicht an die Oberfläche komme und das Ectoderm nicht berühre, eine Linse fehlen könne. Er macht auch besonders darauf aufmerksam, wie wenig Substanz der Augenblase bei einer grossen Linse vorhanden zu sein brauche.

Die Abhängigkeitsbeziehungen positiver oder negativer Art zwischen Augenblase und linsenbildendem Ectoderm sind somit auch durch diese Versuche nicht völlig aufgeklärt.

Wie die Sachen jetzt liegen, wird man sich vorläufig damit begnügen müssen, abzuwarten, bis weitere Versuche Klarheit in diese widerspruchsvollen Angaben bringen werden.

Die Bildung einer neuen Linse aus Elementen des Gehirns, der Retina, dem Irisepithel und den Epithelien anderer Körperstellen ist gewiss eine höchst auffällige Erscheinung. Die Linsenfasern entstehen dabei aus Zellen, die im natürlichen Lauf der Dinge niemals zu ihrer Bildung beigetragen hätten. Die Tatsache selbst gibt aber keinen Grund ab, allen Zellen jedes tierischen Leibes dieselben Energien beizulegen. Wir sehen an der Hand des Experiments, dass diese Fähigkeit der Anpassung mit der Stellung im zoologischen System bei den Tieren abnimmt und bei den jüngsten Entwickelungsstadien der höchststehenden in verschieden hohem Grade wiederkehrt. Die Fähigkeit zur Metamorphose auf Grund äusserer Reize ist verschieden; was auf niederer Stufe möglich ist, bleibt der höheren versagt. Auch die Erfahrung, dass aus dem Epithel der Iris eine neue Linse entstehen könne, wenn die alte, aus der Epidermis gebildete entfernt wurde, wird keinen Anhalt dafür geben, dass aus einer Epidermiszelle eines Säugetieres etwa eine Ganglienzelle oder ein Ei entstehen könne. Die Entwickelungsmöglichkeit der lebenden Zellen ist im Fluss, und ein starres System überall gültiger Annahmen nicht erlaubt.

Die Regeneration im Urodelenhoden.

Einen experimentellen Beitrag zur Lehre von der Regeneration im Hoden der urodelen Amphibien gab *M. Nussbaum*, indem er bei einjährigen Tritonenmännchen den Lungenzipfel des Hodens einer Seite entfernte. Während im kommenden Jahr zur Zeit nach der ersten Brunst die gleichalten Männchen auf jeder Seite zwei Hodenlappen entwickelt hatten, war auf der operierten Seite des verstümmelten Tieres nur ein Hodenlappen vorhanden. Das ist die Seite, auf der der Lungenzipfel entfernt worden war. Auf der anderen, nicht versehrten Seite hatte der Hoden wie jedes normale Tier zwei Hodenlappen.

Damit war in Übereinstimmung mit den voraufgehenden histologischen Untersuchungen desselben Autors das Mittelglied zwischen den scheinbar so grundverschiedenen Arten der Regeneration im Hoden der Selachier und der höheren Wirbeltiere aufgefunden. In allen Fällen geht die Regeneration von den Spermatogonien aus. Im Selachierhoden liegen die Spermatogonien ausschliesslich in der Vorkeimfalte. Die weiteren Entwickelungsstadien rücken in den eigentlichen Hoden vor und werden ohne Rest aufgebraucht.

Bei den Urodelen findet man die Spermatogonien nicht allein in der Vorkeimfalte, die hier Lungenzipfel benannt wird, sondern auch in geringer Zahl in den Hodenampullen, so dass die Hodenampullen nicht mehr wie bei den Selachiern ganz zugrunde gehen, wenn der Same entleert ist. Aus den hier befindlichen Spermatogonien bildet sich in den alten Ampullen, nach Ausstossung oder Resorption der Samenfäden, eine weitere Generation von Samenelementen. Da aber aus der Vorkeimfalte noch einige Jahre das neugebildete Hodengewebe nachrückt, so muss es zur Vermehrung in der Zahl der Hodenlappen kommen. Wird der Lungenzipfel entfernt, so muss die Vermehrung der Zahl aufhören.

Bei den höheren Wirbeltieren, und zwar schon bei den ungeschwänzten Amphibien beginnend, gibt es keine Vorkeimfalte mehr. Alle Spermatogonien liegen in den Hodenschläuchen. Es kann somit auch nicht mit einer neuen Brunst zur Vermehrung in der Zahl der Hodenlappen kommen. Finden sich bei höheren Tieren mehrere Hoden, so ist das eine frühzeitig erfolgte Teilung der Anlage, die durch den noch so oft wiederholten Ablauf der Samenentwickelung der Zahl nach nicht mehr verändert wird.

Der Übergang von der Spermatogenese der Selachier zu der der höheren Wirbeltiere liegt also bei den Urodelen. Hier werden zum ersten Male von den zur Entwickelung von Samenfäden bestimmten Spermatogonien noch vorläufig ruhende Teilstücke mit in die Hodenschläuche hinübergenommen, so dass jetzt zum ersten Male eine Regeneration in alten Hodenschläuchen möglich wird. Bei den höheren Tieren werden gleich in der embryonalen Periode alle Spermatogonien auf die Hodenschläuche verteilt, so dass die bis dahin, wie bei Selachiern ausschliesslich, oder wie bei Urodelen zum Teil noch der Regeneration dienende Vorkeimfalte in Wegfall kommt.

Die Übergangsform bringt es mit sich, dass bis zur Erschöpfung der Vorkeimfalte mit jeder neuen Brunst die Zahl der Hodenlappen sich vermehrt; während sie bei Selachiern und höheren Wirbeltieren konstant bleibt. Nur geht bei Selachiern, da die Vorkeimfalte allein Spermatogonien führt, mit jeder Brunst der mit reifem Samen gefüllte Hoden zugrunde und wird von Vorkeimfalte und Niere in seinem funktionellen und ableitenden Teile neu ersetzt. Bei den höheren Tieren spielen sich alle Regenerationsvorgänge in den Hodenschläuchen ab. Da somit der Hoden dieser Tiere ein Dauerorgan ist, so variiert auch nicht mehr die Zahl seiner Lappen, wie das bei den Urodelen noch stattfinden musste.

Durch diese beschreibende und experimentelle Untersuchnng ist somit in der fortschreitenden Entwickelung eines scheinbar bei verschiedenen Geschöpfen durchaus ungleichen Vorganges das bis dahin unbekannte Übergangsstadium aufgefunden worden. Die Feststellung ist erwähnenswert, weil sie zeigt, dass in der lebenden Natur die Übergänge selbst zwischen abweichenden Formen und Gestaltungen nachgewiesen werden können. Dabei muss gleichzeitig betont werden, dass wir in vielen Fällen Übergänge nicht finden können, weil die Entwickelung hier nur sprungweise erfolgt sein kann und ihr die Erscheinungen der Mutation zugrunde liegen.

Literatur.

Das Epithel.

Eberth, C. J., Virchow's Arch. Bd. 51, 361. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. 1891. Festschrift f. *R. Virchow* 1891.

Fischer, B., München. med. Wochenschr. 1906, No. 42, S. 2041.
Fiorito, G., Arch. ital. de Biologie 53, 81, 1910.
Flemming, W., Arch. f. micr. Anat. 18, 151, 1880; 24, 371, 1885.
Gaule, J., Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt., Jahrg. 1880, p. 364.
Mayzel, Centralbl. f. d. med. Wissensch., pag. 849, 1875.
Nussbaum, M., Arch. f. micr. Anat. Bd. 21, 334, 1882.
Peters, A., Inaug.-Dissert. Bonn, med. Fak. 1885. Arch. f. micr. Anat. 33, 153, 1889.
Pfitzner, W., Arch. f. microsc. Anat. 20, 127, 1881.
Ranvier, L., Arch. d'anat. microsc. 2, 44 und 177, 1898.
Rengel, C., Zeitschr. f. w. Zool. 42, 1898.

Die Muskeln.

Askanatzy, Virchow's Arch. 125, 1891.
Barfurth, D., Arch. f. micr. Anat. 37, 1891.
Busachi, P., Centralbl. f. med. Wissensch. 1887. *Ziegler* u. *Nauwerk*'s Beiträge z. path. Anat. u. z. allg. Path. 1888.
Fraisse, P., Regeneration etc. Cassel und Berlin 1885.
Harms, W., *Pflueger*'s Arch. 132. Bd., 1910.
Harrison, R. G., Arch. f. Entw.-Mech. 7, 430, 1898.
Jores, L., Verh. d. deutschen pathol. Ges. 1909.
Schmid, A., Inaug.-Dissert. Zürich 1909.

Das Nervensystem.

Bethe, P., Arch. f. Psychiatrie 24, 1902.
Caporasso, Ziegler's Beiträge (Reg. des Tritoneurückenmarks).
Flexner, S., Journ. Morph. 14, 1898.
Friedländer, B., Zeitschr. f. w. Zool. 60, 1895.
Griffini e Marchio, Arch. ital. d. Biol. 12, 1899.
Grunert, F., Festschr. f. *Neumann* 1899.
Harrison, R. G., Arch. f. Entw.-Mech. 7, 430, 1898.
Janda, V., Sitzb. d. böhm. Ges. f. Wissensch. 1902.
Kühn, A., Arch. f. micr. Anat. 57, 471, 1901.
Langley, J. N., Journ. phys. 18, 280, 1895; 22, 215, 1897.
Ramón y Cajal, S., Trabajos del laboratorio de investigaciones biologicas de la Universidad de Madrid. Compt. rend. Soc. Biol. 1905.
Ranvier, L., Traité technique d'histologie.
Rubin, R., Arch. f. Entw.-Mech. 16, 21. 1903.
Schaper, A., Arch. f. Entw.-Mech. 6, 151, 1898.
Schiefferdecker, P., *Virchow*'s Arch. 67, 1876.

Das Bindegewebe.

Beltzow, Arch. f. micr. Anat. 1883.
Ranvier, L., Archives d'anatomie microscopique. T. II, 44 et 118, 1898.

Der Knorpel.

Wendelstadt, H., Arch. f. micr. Anat. 63, Tafel 43, 1904.

Der Knochen.

Cornil et Ranvier, Manuel d'histoire pathologique.
Kassowitz, Die normale Ossification, Wien 1881.
Koller, H., Arch. f. Entw.-Mech. 3, 624, 1896.
Ollier, Traité exp. et clinique de la régeneration des os.
Maass, H., *Virchow*'s Arch. 163, 185, 1901.
Wendelstadt, H., Arch. f. micr. Anat. Bd. 63, Tafel 38—43, 1904.

Die Drüsen.

Baccarani, M., Barbaci im Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. 1899.
Bizzozero, G., Anat. Anzeiger 1888 (Darm).
Cippolina, A., Centralbl. f. anat. Path. u. path. Anat. 1899 (Pankreas).
Deegener, P., Zool. Anzeiger 25, 1902 (Darmdrüsen).
Fuckel, Fr., Regeneration der Gl. submaxillaris und infraorbitalis beim Kaninchen. Inaug.-Dissert. Freiburg 1896.
Krüber, J., Biol. Bull. 1900 (Reg. d. Pharynx Allolobophora vom Entoderm).
Meister v., Centralbl. f. allg. Pathol. 1891 (Leber).
Pawlow u. *Smirnow*, Petersburger med. Wochenschr. 1889.
Petrone, A., Arch. ital. de Biol. 5, 1884.
Podwyssoski, W., Ziegler's Beiträge 1, 1886; 2, 1887. Fortschritte d. Medizin 1887, 1888.
Ponfick, E., Verh. d. 10. int. path. Congr. Berlin 2, 1890. Centralbl. f. allg. Path. 5. 1890.
Tizzoni, G., Biol. Centralbl. III, 1883—1884.
Talke, L., Dissertation med. Fak. Kiel 1900.

Das Auge und die Linse.

Barfurth und *Dragendorff*, Verh. d. anatom. Ges. Halle 1902.
Bell, E. T., Anat. Anzeiger 29, 185, 1906. Arch. f. Entw.-Mech. 23, 457, 1907.
Blumenbach, Commentationes soc. reg. Gottingens. 8, 1787.
Brachet H. et *Benoit, F.*, Bibliographie anatomique 1899.
Bonnet, C., Traité d'insectologie II.
Cadiat, O., Du crystallin. Thèse d'agrégation Paris 1876.
Chantran, S., Compt. rend. de l'acad. 76, 1873.
Collucci, V. S., Mem. d. R. Ac. d. Sc. d. Ist. d. Bologna 1890.
Dragendorff, O., Inaug.-Dissert. med. Fak. Rostock 1903.
Fischel, A., Anat. Anz. 14, 1898; 18, 1900. Anat. Hefte 1900. Arch. f. Entw.-Mech. 15, 1. 1902. Verhandl. d. D. pathol. Ges. 1903.
Gonin, Ziegler's Beiträge z. path. Anat. 19, 1896.
Stockard, C. R., Americ. Journ. of Anatomy 10, 393, 1910.
Wessely, K., Münch. med. Wochenschr. 56, 2249, 1909.
Wolff, G., Arch. f. Entw.-Mech. 1, 380, 1895; 12, 307, 1901. Sitz.-Ber. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1896, S. 59; Arch. f. micr. Anatomie 63, 1, 1903.
King, H. D., Arch. f. Entw.-Mech. 19, 85, 1905. Zool. Anzeiger 28, 1905. Verh. d. Deutschen Zool. Ges. 1906. Zool. Anzeiger 31, 379 u. Verh. d. Deutschen zool. Ges. 1907.
Knapp, P., Zeitschr. f. Augenheilkunde 3, 1900.
Kochs, W., Arch. f. micr. Anatomie 49, 1897.
Lewis, W. H., Americ. Journ. of Anatomy Vol. III, 1903.
Mencl, E., Arch. f. Entw.-Mech. 16, 328; Anatom. Anzeiger 24, 169. 1903.
Müller, E., Arch. f. micr. Anat. 47. 1896.
Rabaud, E., Zool. Anz. 23. Juli 1907, S. 2; cf. Journal de l'anatomie et de la Physiologie 1901—1902.
Reinke, F., Sitz.-Ber. der Naturf.-Ges. Rostock 1902.
Röthig, P., Inaug.-Dissert. Berlin 1898.
Schaper, A., Anat. Anz. 24, 305, 1904.
Spemann, H., Sitz.-Ber. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1901; Verh. d. anat. Ges. zu Bonn 1901; Anat. Anz. 19, Erg.-Bd. 61, 1901. Anat. Anz. 23, 457, 1903; Sitz.-Ber. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1904; Internat. zool. Kongress, Bern 1904. Zool. Anz. 28. 1905. Verh. d. D. zool. Ges. 1906. 78. Vers. D. Naturf. u. Ärzte 1906, Zool. Anz. 31, 1907.
Wessely, K., Münch. med. Wochenschr. 56, 2249, 1909.
Wolff, G., Arch. f. Entw.-Mech. 1, 380, 1895; 12, 1901. Arch. f. micr. Anat. 63, 1, 1903.

Die Geschlechtsdrüsen im besonderen.

Herbst, *Curt*, Formative Reize in der tierischen Ontogenese, Leipzig 1901.
Meisenheimer, *J.*, Zool. Anz. 32, 1907; 33, 1908. Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Jena 1909.
Nussbaum, *M.*, *Pflueger's* Archiv 119, 443, 1907.
Pugnat, *A.*, Extr. d. compt. rend. Soc. d. Biologie. 17 mars 1900.
Ribbert, *H.*, Arch. f. Entw.-Mech. 7, 1898.

Die Regenerationserscheinungen während der embryonalen Periode folgen dem allgemeinen Gesetz, indem die jüngeren Stadien eine ausgiebigere Fähigkeit, das Verlorene zu ersetzen, besitzen als die älteren.

W. Roux, O. und *R. Hertwig*, *Boveri*, *Morgan*, *Driesch*, *Verworn*, *Yves Delage* u. a. haben die Entwickelungsfähigkeit unbefruchteter und durch Ausfliessen von Dotter verkleinerter Eier beobachtet.

Selbst des Kernes beraubte und dann mit Sperma befruchtete Eistücke können, wie *Boveri* und *Wilson* gezeigt haben, sich zum Embryo entwickeln.

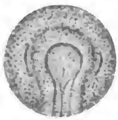


Fig. 27.



Fig. 28.

Ein Vergleich dieser beiden aus *Pflueger's* Abhandlung (*Pflueger's* Archiv, Bd. 32, Tafel I, Fig. 15 und 19) stammenden Figuren zeigt ohne weiteres, dass es möglich ist, die normale Entstehung des Medullarrohres von der schwarzen Eihälfte auf die weisse künstlich zu verlegen.

Dagegen ist die Annahme, man könne durch Bastardbefruchtung eines kernlosen Eistückes zu einer Entscheidung über die Bedeutung der Kerne und des Centrosoma für die Vererbung gelangen, bis jetzt nicht erwiesen worden. Die *Boveri*'schen Bastardierungsversuche schlugen an isolierten Eistücken fehl; seine Massenversuche sind nicht beweisend, weil die Zwerglarven mit kleinen Kernen vom väterlichen Typus auch bei normaler Bastardbefruchtung ganzer Eier und nicht allein zerstückelter Eier sich finden, wie dies *Seeliger* und *Morgan* nachwiesen.

Godlewski hat sogar kernlose Eistücke vom Seeigel mit Samen eines Crinoiden befruchtet und danach Entwickelung nach dem Typus des Seeigels beobachtet.

Die Entdeckungen *Pflueger's* über die Gesetzmässigkeit in der Lagerung der Furchungsebenen beim Froschei, ihre Beziehungen zur Medianebene des späteren Organismus und die Abänderungen der Furchungsrichtungen durch mechanische Eingriffe, sind der Ausgangspunkt für den Ausbau eines grossen Arbeitsgebietes der experimentellen Morphologie geworden.

Pflueger stellte fest, dass beim normal gefurchten Ei die erste Furchungsrichtung durch die Medianebene der Larve gehe, dass also aus der einen Eihälfte die rechte, aus der anderen die linke Hälfte des Körpers entstehe. Diesen Satz hat *W. Roux* kurz nach dem Erscheinen der *Pflueger*'schen Abhandlung

gleichfalls festgestellt und durch weitere experimentelle Eingriffe am Ei nach der ersten Furchung gesichert. Es ergibt sich,

1. dass das Froschei isotrop sei,

2. dass bei den in Zwangslage gehaltenen Eiern die Medianebene des Embryo sich wie bei normal entwickelten Quappen verhalte,

3. dass jedesmal in der oberen Eihälfte die Teilungen schneller verlaufen als in der unteren,

4. dass die Schwerkraft die Furchung des Eies beherrsche,

5. dass durch mechanische Eingriffe die Wirkung der Schwerkraft aufgehoben werden könne, weil die karyokinetische Streckung der Spindel stets nach der Richtung des kleinsten Widerstandes erfolge und die Teilungsebene der Zelle senkrecht dazu stehe. Alle Methoden, dieses Gesetz weiter zu stützen,

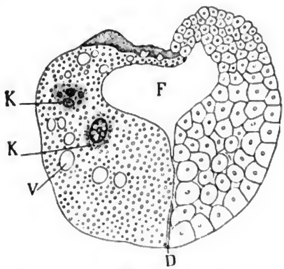


Fig. 29.

Semiblastula verticalis des Frosches. Senkrechter Medianschnitt. F Furchungshöhle, K Kern, V Vacuole, D Dotterzellen.

Aus *Barfurth* in *Hertwig*'s Handb. der Entwickelungslehre, Jena 1903, Bd. III, 3, Fig. 8.

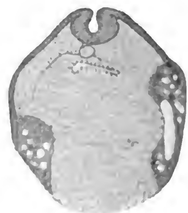


Fig. 30.

Nach *O. Hertwig*, Arch. f. microsc. Anat., Bd. 42, Tafel 42, Fig. 8.

die Anwendung der Centrifugalkraft, die Pressung zwischen Glasplatten und selbst das Einsaugen von Eiern in enge Glascylinder sind von *Pflueger* ausgedacht und mit Ausnahme der letzten auch erprobt worden.

Diese von *W. Roux* zuerst beim Frosch ausgeführten Versuche über die Bedeutung der ersten Furchungskugeln des Eies sind von einer grossen Zahl von Biologen wiederholt worden, ohne dass eine Übereinstimmung in der Deutung erzielt worden wäre. Wie mir scheint, spielt hier die Tücke des Objekts die wichtigste Rolle; da in den Fällen, wo ein stets unter gleichen Bedingungen verlaufendes Experimentieren möglich ist, Resultate gewonnen wurden, deren Deutung zu einer Controverse keinen Anlass gaben. Beim Froschei ist es unmöglich, eine der beiden ersten Furchungskugeln ganz zu entfernen und die Zerstörung einer derselben ist so unsicher, dass man nicht voraussagen kann, wie weit das Zerstörungswerk gegangen sei.

Beim Salamander ist die Entfernung einer der beiden ersten Blastomeren *Herlitzka* gelungen; jede derselben lieferte einen ganzen Embryo. Wenn

nun ohne grösseren Substanzverlust, wie das in dem von *Roux* abgebildeten Ei der Fall gewesen sein muss, eine der beiden ersten Furchungszellen abgetötet wurde, so wird sich anfangs die lebende Hälfte weiter entwickeln und die ihr im normalen Entwickelungsgang entstammende Körperhälfte bilden müssen. Es wird ein Hemiembryo entstehen. Ist der Substanzverlust grösser, und das scheint in *Hertwig*'s Versuchen der Fall zu sein, so wird die Regeneration früher einsetzen und nicht soweit hinausgeschoben werden, als dass eine Postgeneration im Sinne *Roux*'s zustande käme. Es kann nach den Experimenten von *Barfurth* am Axolotlei, von *Enders* und *Walter* am Ei von Rana fusca und esculenta keinem Zweifel unterliegen, dass durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln ein Hemiembryo entstehe. Ebensowenig kann die Bildung von Ganzembryonen aus einer der beiden ersten Furchungskugeln nach den Versuchen von *Herlitzka* und *Spemann* geleugnet werden.

Experimente, die zur Prüfung der Leistungen einer bestimmten Zelle oder Zellgruppe aus der Gesamtmasse alles übrige entfernen und nur die zu untersuchenden Teile erhalten, leiden an einem grossen Fehler. Sie stören den Zusammenhang und nehmen die Kräfte der Regulierung und Regeneration in Anspruch, die früher nicht zur Entfaltung kommen konnten; sie heben gegenseitige Wirkungen auf, die für die normalen Leistungen von Bedeutung waren.

Es ist unmöglich, experimentell die Leistungen der beiden ersten Blastomeren durch die Entfernung oder Abtötung der einen direkt festzustellen. Je nach dem Grade der schon vorhandenen Differenzierung und nach der Grösse der Regenerationsfähigkeit müssen die Resultate verschieden ausfallen. Mechanische Hindernisse verschiedener Art werden eine grosse Rolle spielen, sobald eine Furchungszelle abgetötet, aber nicht ganz oder teilweise entfernt wird.

Es kommt somit, wenn man die Schlagwörter der Kürze wegen gebrauchen will, am Froschei trotz der Isotropie Mosaikarbeit oder Evolution und wegen der Isotropie auch Epigenese vor. Das Objekt ist nur unter den verschiedenen Bedingungen nicht zu derselben Beantwortung der Frage zu zwingen. Im normal gefurchten Ei liefert, wie dies *Pflueger* zuerst aussprach, die rechte Blastomere die rechte, und die linke Blastomere die linke Körperhälfte. Wird der normale Gang der Entwickelung gestört, so treten Regenerationserscheinungen auf, und zwar früher oder später je nach der Schwere des Eingriffs. Dass auch beim Froschei jede Eihälfte, wenn sie nur am Leben bleibt, einen ganzen Embryo liefern könne, hat *O. Schultze* einwandfrei bewiesen, indem er befruchtete Froscheier zwischen Glasplatten presste und nach dem Auftreten der ersten Furche um 180° drehte. Jede der Furchungszellen lieferte unter günstigen Umständen einen ganzen Embryo, wie dies durch die Fig. 32 erläutert wird.



Fig. 31.
Nach *O. Schultze*, Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 1, Tafel 11, Fig. 9.

Von ähnlicher Bedeutung ist der Versuch *Morgan's*, der eine der beiden ersten Furchungskugeln abtötete und bei normaler Lage des schwarzen Poles nach oben einen Halbembryo, bei der Drehung um 180° aber, so dass der

weisse Pol oben lag, einen Ganzembryo erzielte. Offenbar wirkte hier die Umlagerung der verschieden schweren Teile des Dotters und die Wanderung des Kernes nach der Drehung als ein so heftiger Reiz, dass die Regeneration des Ganzembryo sofort ihren Anfang nahm.

Wenn somit die beiden ersten Furchungskugeln im Froschei beim gewöhnlichen Gang der Dinge je eine Körperhälfte liefern, so ist dies durch ihre gegenseitigen Beziehungen bedingt. Die Fähigkeit zur Regeneration fehlt ihnen nicht, ebensowenig wie einem normalen Tritonenarm oder einem Hydrakopfe. Erst die geeigneten Bedingungen bringen die Regeneration in den Gang; es muss der Tritonenarm entfernt werden, wenn ein neuer entstehen soll; eine Hydra muss recht ungeschickt verletzt worden sein, wenn statt des fehlenden Kopfes zwei oder mehr neue sprossen sollen.

Wie lange die Isotropie dem Ei erhalten bleibt, muss somit in jedem einzelnen Falle durch das Experiment festgestellt werden, und die Zeit ist für diese Versuche von grösserer Bedeutung als dies im allgemeinen angenommen wird. Es bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung, dass die Fähigkeiten der ersten Zellen nicht allen ihren Abkömmlingen bewahrt bleiben.

Unter Zeit ist die Entwickelung in dem zoologischen oder botanischen System und in der eigenen Individualität zu verstehen.

Die hier besprochene Isotropie, die Gleichwertigkeit der vorhandenen Protoplasmateile im Ei, kommt nicht überall verbreitet vor. Es gibt eine Reihe von Tieren, deren Eier zur Zeit der Befruchtung schon so weit differenziert sind, dass aus gewissen Teilen nur ganz bestimmte Körperteile hervorgehen können. Man hat diese Eiformen mit dem Namen der Mosaikeier belegt; dazu gehören Ascidien-, Ctenophoren- und Molluskeneier.

Die Experimente am Ascidien- und Ctenophorenei sind je nach der Stellung der betreffenden Autoren zu der Frage der Präformation oder Epigenese verschiedenartig beurteilt worden. Es ist aber sicher, dass, wie *Chabry* dies 1887 bei Ascidia aspersa O. F. M. feststellte, die Furchung einer der beiden ersten Blastomeren ohne jede Regeneration weitergeht. Es sind in den betreffenden Stadien statt vier, acht und sechzehn Zellen nur zwei, vier und acht Zellen vorhanden; die Gastrula hat weniger Zellen als die normale. Das Wichtigste in den Ergebnissen *Chabry*'s wird wohl in dem experimentellen Nachweis gefunden werden müssen, dass bestimmte Organe nach Tötung ganz bestimmter Zellen ausfallen, so das Auge nach Eliminierung der vorderen rechten Zelle des Stadium IV (Vierzellenstadium). Dasselbe gilt von dem Otolithen, der Chorda, dem Atrium und den Haftpapillen.

Aus den Belegen der mit einer bewunderungswürdigen Technik ausgeführten Experimentaluntersuchung *Chabry*'s wähle ich einige aus, um die Resultate einigermassen zu illustrieren.

Wird eine der ersten Blastomeren im Zweizellenstadium angestochen, so hört ihre Weiterentwickelung auf, wie dies die Figuren 32 bis 36 lehren. Die angestochene Zelle wird granuliert und teilt sich nicht weiter. Die Gastrula ist nur aus der überlebenden Zelle hervorgegangen, wie Fig. 34 erläutert.

Während die normale Larve zwei Haftlappen besitzt, hat die auf dem Zweizellenstadium angestochene nur einen Haftlappen, wie ein Vergleich von Fig. 35 und 36 ergibt.

Der erste Experimentator am Ctenophorenei, *C. Chun*, gibt freilich an, dass im Laufe der postembryonalen Metamorphose die fehlende Hälfte der Larvenorgane regeneriert wird: doch erklärt *Fischel* die nähere Untersuchung über die Nachergänzung der fehlenden Teile der aus Eibruchstücken hervorgegangenen Larven für nötig. Übereinstimmend wurde von *Chun* und *Fischel* gefunden, dass aus einer Blastomere eine Larve mit der Hälfte der Rippen und der Entodermsäckchen sich bilde. Wenn, wie *Driesch* und *Morgan* angeben und wie *Fischel* bestätigt, bei Larven, die sich aus einer Blastomere entwickeln, gelegentlich auch drei Entodermsäckchen sich finden, so erklärt dies *Fischel* durch Zugwirkung des schief einwachsenden Magens.

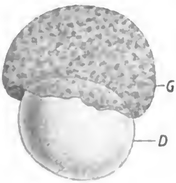


Fig. 32.

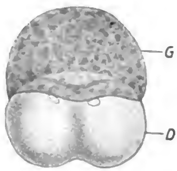


Fig. 33.

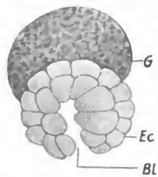


Fig. 34.

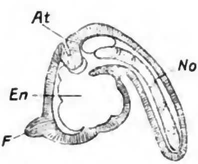


Fig. 35.

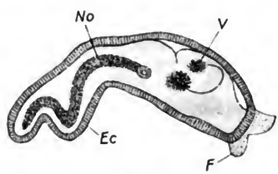


Fig. 36.

Nach *Chabry* in Journ. de l'anat. et de la physiol. T. 23, Pl. 18 u. 22. Die Originale sind 2fach vergrössert und stammen sämtlich von Ascidia aspersa.

Buchstabenerklärung: G u. D zur Bezeichnung der bestimmten Furchungszellen; At Atrium; Bl Blastoporus; Ec Ectoderm; En Entoderm; F Haftlappen; No Chorda dorsalis. V Hirnbläschen.

Besonderes Interesse beanspruchen die von *Fischel* in Fig. 9 und 11 seiner Schrift dargestellten Erfolge einer Drei- und Vierteilung des Eies von Beroë ovata. In Fig. 9 waren die acht Rippen im dreigeteilten Ei zu vier, drei und einer verteilt; nur zwei Larven haben eine Anlage des Centralnervensystems, aber alle drei eine Magenanlage; in Fig. 11 sind die Rippen zu drei, je zwei und einer auf vier Larven verteilt; eine derselben, die mit einer Rippe, hat weder Magen noch centrales Nervensystem.

Fischel isolierte die Blastomeren innerhalb der Eihülle, während sonst nur auf dem Wege des Ausfalles experimentiert worden war; entweder durch Abtöten bestimmter Furchungszellen wie *Roux* und seine Nachfolger oder durch Schütteln der Eier wie die Gebrüder *Hertwig* u. a. es machten.

Die hier folgende Figur 37 ist eine verkleinerte Wiedergabe der Fig. 9 im Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 6, Tafel 6 und illustriert das oben über eine Dreifachteilung eines Eies von Beroë ovata Gesagte.



Fig. 37.
h die Eihaut. Nach *Fischel*.

Sehr frühzeitige Differenzierung tritt im Ei der Mollusken ein, wie nach den experimentellen Studien von *H. E. Crampton* an Ilianassa und *E. Wilson* an Dentalium sich herausgestellt hat. *H. Driesch* hat bei Myzostoma die schon am ungefurchten Ei zur Zeit der Richtungskörperbildung ausgesprochene morphologische Verschiedenheit dreier Zonen dazu benutzt, die Verteilung dieser Zonen, der roten Substanz in die Micromeren, der glasartigen in die Entomeren und der grünlich-schwarzen in die Somatoblasten, nachzuweisen. Wegen der Kleinheit dieser Eier war ein Experimentieren an denselben ausgeschlossen.

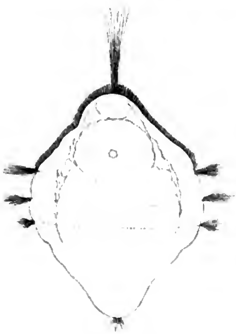


Fig. 38.



Fig. 40.



Fig. 39.

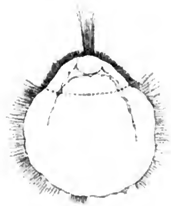


Fig. 41.

Nach *Wilson* in Journ. exp. Zool. T. 1, pag. 24.

Dagegen haben *Crampton* und *Wilson* an ihrem Material sehr gut experimentieren können. *Crampton* fand bei der Isolierung von Blastomeren bis zum Vierzellenstadium die Weiterentwickelung jeder einzelnen genau so, als wenn die fehlenden Zellen noch vorhanden wären. Es trat also keine Regeneration ein.

Wilson züchtete aus Teilen des Eies von Dentalium Larven, denen die Teile fehlten, welche sich normal aus den entfernten Eistücken entwickelt hätten.

Die Figur 38 stellt eine 24 Stunden alte normale Larve dar, die übrigen Figuren gleich alte, denen aber ein Pollappen („polar lobe"), in 40 ein halber erster, in 39 der ganze erste, in 41 der ganze zweite entfernt worden war.

Um das Gesagte verständlicher zu machen, muss das Folgende hinzugefügt werden. Das unbefruchtete Ei hat zwei helle Polar- und eine dunkle Äquatorialzone. Vor der ersten Furchung des befruchteten Eies fliesst an den basalen Pol noch eine grössere Masse heller Dottermasse zusammen, die nicht geteilt wird und in die eine der Furchungskugeln übernommen wird. Daraus entsteht somit ein Zweizellenstadium mit apicalen hellen Polar- und dunklen Äquatorialzonen. Die eine der Furchungskugeln hat keine basale helle Polarzone mehr. Ihr basaler Teil ist ebenfalls pigmentiert. Dagegen hat die zweite Furchungskugel statt der basalen hellen Zone des befruchteten, ungeteilten Eies jetzt eine verstärkte helle basale Zone. Genau so wie bei der ersten Furchung sich diese Zone in einem deutlichen kernlosen Lappen aus dem Ei vorstülpt, verlängert sich die basale Zone der einen von den beiden ersten Furchungskugeln wiederum zu einer vorspringenden hellen Knospe, die abermals ungeteilt in eine der vier ersten Furchungskugeln übergeht. Man hat diese kernlosen Zellpartien Pollappen genannt und die Figuren ergeben ohne weiteres, dass nach Entfernung eines Lappens ganz bestimmte Teile der jungen (s. Fig. 41) Larve fehlen.

Die geringste Verstümmelung, und zwar eine solche am basalen Pol zeigt Fig. 41, die des zweiten Pollappens beraubt wurde.

Fig. 40 ist vorn und hinten abnorm gebildet, aber nicht so stark als Fig. 39, der der ganze erste Pollappen genommen wurde, während Fig. 40 nur den halben ersten Pollappen entbehrt. Die Verstümmelungen erfolgten zur Zeit der ersten und zweiten Furchung, wenn die betreffenden Pollappen als deutliche Knospen über den Eikontur hervortraten.

Wichtig ist die sicher festgestellte Tatsache, dass in den entfernten Teilen kein Kern enthalten war.

H. Driesch machte die ersten Beobachtungen am Ei von Echinus (microtuberculatus?) und fand, dass nicht allein eine Gastrula aus isolierten Blastomeren entstand, sondern dass die während der ersten Furchung gezerrten Eier auch Doppelgastrula lieferten. Über das Stadium des Pluteus hinaus wurde die Entwickelung nicht verfolgt. Dagegen hat *E. Wilson* aus Teilen des Amphioxuseies ganze Zwerglarven gezüchtet. Damit ist denn die Regenerationsfähigkeit bewiesen.

Wilson bildet normale Gastrula und Larven, die sich aus ganzen Eiern entwickelt hatten, und solche bis zu $^1/_8$ der normalen Grösse ab, die aus einzelnen Furchungszellen von Amphioxus entstanden waren. Daneben kamen auch Entwickelungsstadien von halber und Viertels-Grösse zur Beobachtung, je nachdem das Schütteln der Eier auf dem Zwei-, Vier- oder Acht-Zellenstadium vor-

genommen und entsprechende Teile abgesprengt wurden. Doppel- und Dreifachbildungen in einer Eischale konnten ebenfalls mechanisch durch Schütteln erzeugt werden.

Zur Erläuterung des Gesagten dienen die nach *Wilson*'s Originalen gefertigten Abbildungen.

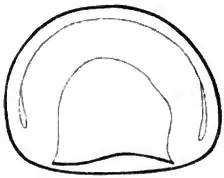


Fig. 42.

Normale Gastrula von Amphioxus, 7 Stunden alt. 270 mal vergr.



Fig. 43.

Zwei Gastrula von ein Achtel-Grösse durch Schütteln von Eiern, aus denen auch die normale Gastrula stammt, gewonnen und gleich alt, wie diese. 270 mal vergr.

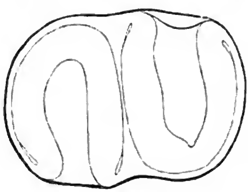


Fig. 44.

Zwei getrennte Gastrula in derselben Eischale und entgegengesetzt orientiert. 7 Stunden alt, durch Schütteln von Eiern auf dem Zweizellenstadium gewonnen. 270 mal vergr.

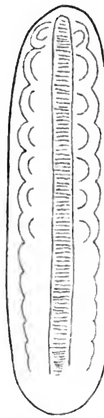


Fig. 45.

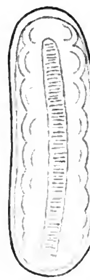


Fig. 46.

Zwei 16 Stunden alte Larven von Amphioxus. 270 mal vergr. Fig. 45 normale Larve. Fig. 46 um die Hälfte kleinere Larve, die sich aus einer Furchungskugel eines Eies auf dem Zweizellenstadium entwickelt hatte. (Die Figuren sind dem Journ. of morphology, T. 8, Pl. 33, 34 und 38 entnommen.)

Driesch hat am Echinidenei Halb- und Doppelbildungen erzeugt. Wurden die beiden ersten Furchungskugeln isoliert, so ging in günstigen Fällen die Furchung an jeder einzelnen weiter; nach der vierten Furchung waren aber statt 16 Zellen des normalen Eies nur deren acht vorhanden.

Die Isotropie des Eies oder die Gleichwertigkeit der Blastomeren bleibt verschieden lange erhalten; sie hört auf bei Nereis nach der ersten Furchung,

bei Amphioxus nach der dritten, bei Polygordius und Echinus nach der vierten Furchung; bei Synapta bleibt sie länger erhalten.

Beim Ei von Amphioxus stellte *Wilson* fest, dass schon die erste Teilung einer isolierten Blastomere aus dem Zweizellenstadium die Achsenrichtung des künftigen Halbembryo bestimmt. Diese Beobachtung spricht dafür, dass die Regeneration schon gleich beginnt, die ja ihren deutlichen Ausdruck in der Erzeugung der Zwerglarven aus einer der beiden ersten Furchungskugeln findet. Immerhin wäre es erwünscht, dieses Phänomen zeitlich noch genauer zu bestimmen. Es wäre dies deshalb wichtig, weil bei Rana, wie *Roux* gezeigt hat, die Regeneration sicher nicht immer direkt nach der Operation, d. h. der Entfernung einer Eihälfte, auftritt.



Fig. 47.



Fig. 48.

Zwei verkleinerte Abbildungen aus *Driesch* in Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 53, Tafel VII. Fig. 47 Kopie nach *Selenka*: Normales Sechzehnzellenstadium. Fig. 48 isolierte Blastomere des Zweizellenstadiums, weiter entwickelt, hat statt 16 nur 8 Zellen. (Echinidenei.)

In exakter Weise hat *Fr. Kopsch* durch seine Operationen am befruchteten Ei von Salmo facio und Salmo irideus die lange Zeit strittige Frage nach dem Wachstum des Knochenfischembryo gelöst.

Der *His*'schen Lehre von den Concrescenz des Fischleibes hatten sich nicht alle Autoren angeschlossen.

T. H. Morgan war der erste, der ihre Gültigkeit widerlegte.

Fr. Kopsch stellte fest, dass die Kopfanlage am zelligen Randring der jungen Keimscheibe in der Gegend der ersten Einstülpung gelegen sei, seitlich dazu das Material für den dorsalen Teil des Knopfes. Zuerst zieht sich das Material der Kopfanlage zusammen; dann folgt die mediane Vereinigung der Knopfanlagen, die darauf durch Auswachsen Rumpf und Schwanz des Embryo bilden; ihnen schliessen sich zur Bildung der seitlichen Teile des Embryo die übrigen Randringabschnitte an.

Der Kopf entsteht aus Zellen, welche seine einzelnen Organe enthalten; Rumpf und Schwanz durch Auswachsen des Knopfes, der vom ersten Auftreten an das caudale Ende des Embryo ist. Der Knopf nimmt aus dem Randring zur Bildung seitlicher Teile Material auf.

Die Operationstechnik war einfach. An dem hell durchleuchteten Ei wurden die betreffenden Bezirke durch eingestochene nadelförmige Elektroden zerstört und an dem so hergerichteten Objekt während der Weiterentwickelung die Ausfallerscheinungen studiert.

Die Literatur findet sich bei *Kopsch* zusammengestellt; von ihr interessiert hier jedoch nur der experimentelle und nicht der beschreibende Teil.

Durch die Untersuchung von normalen, halb und viertels Larven des Amphioxus, wie sie *Morgan* anstellte, ist nachgewiesen worden, dass die Zahl der Zellen bei den aus einer Blastomere der ersten oder zweiten Furchungsstadien gezüchteten Larven vermehrt ist.

Sie beträgt bei den Halbei-Larven $^2/_3$, bei den Viertelei-Larven des Amphioxus $^1/_2$ der Zellen gleich alter Ganzei-Larven. Die Regeneration setzt also durch Vermehrung des Zellenmaterials ein. Die Vermehrung ist um so grösser, je kleiner das zur Zucht benutzte Eistück war.

Fasst man die Resultate der über die Teilbarkeit und Regenerationsfähigkeit an tierischen Eiern angestellten Versuche zusammen, so zeigt sich wegen des Vorkommens von isotropen und musivischen Eiern keine Übereinstimmung. Das Wichtige jedoch der vorliegenden Untersuchungen ist in dem Umstand gelegen, dass das Ei auch bei solchen Tieren teilbar sein kann, die selbst nicht mehr teilbar sind.

Befruchtete Eier werden durch die Furchung in die Zellen eines einzigen fertigen Organismus zerlegt. Bei vielen Eiern gelingt es, durch äussere Eingriffe Doppelembryonen von halber Grösse zu erzeugen. Andere Mittel ermöglichen es, Eier zur Verschmelzung und Riesenbildung zu bringen, wie des näheren S. 74 gezeigt wird

Mit Bezug auf die Frage nach der Isotropie des Eies und der Mosaikbildung wird man das Richtige treffen, wenn man an der Hand des Tatsachenmaterials sich vorstellt, dass die von *Pflueger* beim Froschei entdeckte Isotropie sich überall findet; nur bei den Eiern der verschiedenen Geschöpfe durch die überall eintretende Differenzierung früher oder später ersetzt wird, so dass die einzelnen Entwickelungsstadien nicht für alle Geschöpfe dieselbe dynamische Bedeutung haben. Dieser Gedankengang ist um so eher erlaubt, als auch bei fertigen Tieren die Fähigkeit zur Regeneration nicht überall dieselbe ist und demgemäss die Eizelle bei ihrer fortgesetzten Teilung und Gewebebildung in entstehenden Organismen auch verschieden lange isotrop bleibt.

Man würde also ein Froschei mit ausgesprochener Isotropie nicht vergleichen dürfen mit einem Ei von Dentalium mit unleugbarer Mosaikbildung. Vergleichbar wären ein früheres Stadium des Eies von Dentalium und das befruchtungsfähige Ei des Frosches, wie vergleichbar sind erwachsene Tritonen und die Kaulquappen des Frosches.

Barfurth führte den Nachweis, dass die Keimblätter der Amphibien regenerationsfähig sind. Die Keimblätter sind jedoch soweit differenziert, dass Ectoderm und Entoderm nicht mehr miteinander vertauscht werden können. Wie *Samassa* gezeigt hat, tritt die specifische Eigenart der Zellen am animalen und vegetativen Pol des Froscheies schon im Achtzellenstadium auf.

Literatur.

Barfurth, D., Anat. Anz. 8, 1893. Handbuch der Entwickelungslehre (*O. Hertwig*) Bd. III, 3, 1903.

Born, G., Arch. f. micr. Anat. 24, 1885. Anat. Anz. 1893. Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1894.

Boveri, Th., Sitzber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 5, 1889. Arch. f. Entw.-Mech. 2, 1895.

Conklin, E. G., Journ. Exp. Zool. 2, 1905.

Crampton, H. E., Arch. f. Entw.-Mech. 3, 1896. New York Acad. of Sc. 10, 1897.

Delage, Y., La structure du protoplasma etc. Paris 1895.

Driesch, H., Zeitschr. f. w. Zool. 53, 1891; 55, 1892.

Endres, H., Arch. f. Entw.-Mech. 2, 1895.

Fiedler, K., Festschr. f. *Kölliker* und *Naegeli*, Zürich 1891.

Fischel, A., Arch. f. Entw.-Mech. 6, 1897.
Hertwig, O., Arch. f. micr. Anat. 42, 1893.
Herlitzka, A., Arch. f. Entw.-Mech. 2, 1896. Arch. ital. de biologie 36, 1901.
Kopsch, Fr., Verhandl. d. anat. Ges. 1894, 1896, 1898. Arch. f. micr. Anat. 51, 181, 1898. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 16, 221, 1899 u. 20, 101, 1902. Untersuchungen über Gastrulation u. Embryobildung bei den Chordaten. Leipzig, G. Thieme 1904.
Loeb, J., *Pfluegers* Arch. 59, 1894. Arch. f. Entw.-Mech. 1, 1895.
Morgan, T. H., Anatom. Anzeiger 8, 813, 1893. Journal of Morphology 10, 419, 1895.
Pflueger, E. Fr. W., *Pflueger's* Arch. 31, 1883; 34, 188.
Roux, W., Gesammelte Abhandlungen, Leipzig 1895. (Die erste hierher gehörige Abhandlung erschien 1883 unter dem Titel: Über die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembyo.)
Schultze, O., Arch. f. Entw.-Mech. 1, 1894. Arch. f. micr. Anat. 55, 1899.
Seeliger, O., Arch. f. Entw.-Mech. I. 203, 1894.
Spemann, H., Sitz.-Ber. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1900. Arch. f. Entw.-Mech. 12, 1901; 14, 1902.
Wetzel, G., Arch. f. micr. Anat. 46, 1895.
Wilson, E. B., Journ. of morph. 8, 1893. Arch. f. Entw.-Mech. 3, 1896. Journ. of exp. Zool. 1, 1904.

2. Kapitel.

Die Kastration.

Hört nach der voraufgehenden Auseinandersetzung von einem gewissen Entwickelungsstadium an die Regeneration aus den Teilen oder der Ersatz gänzlich verloren gegangener Teile auf, so hat sich die experimentelle Morphologie weiterhin mit den Folgeerscheinungen zu beschäftigen, welche der Verlust eines nicht regenerationsfähigen Körperteiles nach sich zieht. Bei den Amputationen und Exarticulationen von Gliedmaassen heilen die Stümpfe durch Narbenbildung und wenn nach der Heilung der verbliebene Körperrest zu irgendwelchen mechanischen Verrichtungen wieder benutzt wird, so bedingt die mangelhafte Gebrauchsfähigkeit Umformungen dessen, was erhalten blieb.

Viel eingreifender noch gestaltet sich das Verhältnis nach Verlust der Geschlechtsdrüsen, deren Ausfall die sogenannten sekundären Geschlechtscharaktere nicht zur Ausbildung oder gar zur Rückbildung bringt, je nach der Lebensepoche, in der die Verstümmelung stattgefunden hatte.

Dass die Kastration bei beiden Geschlechtern bedeutende Formänderungen im Gefolge habe, war seit alten Zeiten bekannt, bis in neuerer Zeit durch *Oudemans*, *Kellog* und namentlich *Meisenheimer* bei Schmetterlingen die völlige Einflusslosigkeit der Geschlechtsdrüsen auf die Ausbildung der männlichen und weiblichen Leibesform und der sekundären Geschlechtscharaktere experimentell nachgewiesen wurde. Es entwickeln sich sogar in einem männlich angelegten Leib alle Anlagen des Geschlechtsapparates typisch weiter und neue specifische Charaktere desselben Geschlechtes treten im Lauf der Entwickelung hinzu, wenn während des Raupenstadiums die Keimdrüsen des anderen Geschlechtes in den Kastraten transplantiert werden und dort zur Reife gelangen.

Somit stehen sich zwei durchaus verschieden verlaufende Prozesse einander gegenüber: die Abhängigkeit der Leiber von den Geschlechtsdrüsen bei den Wirbeltieren und anderen Geschöpfen und die Selbständigkeit der Entwickelung bei Schmetterlingen und vielen diöcisshen Pflanzen. Verallgemeinerungen sind ausgeschlossen. Daher entsteht die Frage, wie dieser prinzipielle Gegensatz dem Verständnis erschlossen werden könne.

Mir scheint dies in der Entdeckung von *Henking, Meves, Mc Clung, Wilson, Morgan, Stevens, v. Baehr* zu finden zu sein, wie dies S. 152 des weiteren ausgeführt wird.

Die Folgen der Kastration bei Wirbeltieren sind verschieden nach dem Alter der Individuen zur Zeit der Verstümmelung und nach der Species, an der die Operation ausgeführt wurde.

Die Zwecke, welche die Kastration verfolgt, sind mannigfaltiger Art und nicht allein wissenschaftliche. Uns interessiert vor allem die Möglichkeit, durch das Studium der Erscheinungen nach der Kastration dem Zusammenhang zwischen Individuum und Geschlechtsdrüsen nachzugehen, und durch die Einpflanzung von neuer Keimdrüsensubstanz die Ausfallerscheinungen nach der Kastration im geschlechtsreifen Alter zu bekämpfen.

In der Literatur werden die Wirkungen der Verschneidung im jugendlichen Alter folgendermassen geschildert.

Über die Veränderungen der Körperbeschaffenheit herangewachsener verschnittener Knaben haben *J. Hunter, Dupuytren, W. Gruber, Bilharz, Ecker* und *Becker* berichtet.

Unter den Schriftstellern, welche über den Gegenstand zusammenfassende Darstellungen geliefert haben, verdienen *Hegar, Moebius* und *Loewy* besonders hervorgehoben zu werden. Unter ihnen nimmt *Hegar* sowohl durch seine eigenen Arbeiten, als die seiner Schüler die erste Stelle ein. *Moebius* verstand es, durch eine gewandte Schreibweise viele Leser zu fesseln. *Loewy* berichtet vorzugsweise über den Einfluss der Geschlechtsdrüsen auf den Stoffwechsel.

Nach *Hegar* treten infolge frühzeitiger Kastration folgende Veränderungen auf:

1. Die Diaphysen der Knochen bleiben von ihren Epiphysen durch Knorpel getrennt oder verknöchern sehr spät. Dadurch nähert sich der Typus des männlichen Kastraten nicht dem des weiblichen Geschlechts. Denn der Querdurchmesser des Beckenausganges einer kastrierten Hündin wird ebenfalls grösser als der einer normalen.

2. Die Behaarung des Eunuchen ist mangelhaft; sie fehlt im Gesicht und an den Schamteilen. Beim Wallach und Ochsen ist die Mähne schwächer als beim Hengst und Stier. Der Kapaun hat ein glänzenderes Gefieder als der Hahn. Ochsenhörner sind länger und gewundener als Stierhörner. Was nun diese Kopfzier anlangt, so ist, wie hinzugefügt werden muss, das Gehörn des Hammels kleiner als das des Widders. Kastrierte Hirsche haben verkümmertes, weibliche Rehe meist kein Geweih, Ziegen meist keine Hörner. Es besteht somit in diesem Punkt keine einheitliche, gleichartige Wirkung.

3. Der Kehlkopf des männlichen Kastraten bleibt kleiner als bei normalen Männern, wenn die Verstümmelung in der Jugend erfolgte.

4. Weibliche in der Jugend kastrierte Individuen haben mangelhaft entwickelte Brustdrüsen; die Kastration des jugendlichen Stieres bringt Zitzen und Euter zu stärkerer Entwickelung.

Nach alledem scheint *Hegar* „die bisherige Lehre von der Allgewalt der Keimdrüse nicht mehr haltbar“.

Eine andere zusammenfassende Bearbeitung des bis dahin vorliegenden Materials über den Einfluss der Kastration hat *Moebius* gegeben. In der Einleitung wird die Frage besprochen, ob der Körper durch die Entwickelung der Keimdrüsen männlich oder weiblich werde; oder ob in einem männlichen Körper aus einer indifferenten Keimdrüsenanlage ein Hoden und in einem weiblichen Körper ein Eierstock entstehe. Zu entscheiden ist das vorläufig nicht.

Moebius schildert sodann die Einwirkung der Kastration auf das Knochenwachstum, auf die leichtere Fettmast der Kastraten; er geht ein auf die bekannten Veränderungen der Haut und ihrer Anhangsgebilde wie Haare, Federn, Hörner, auf die Verbesserung des Fleischgeschmackes, die Vergrösserung der Hypophysis cerebri, die geringere Entwickelung des Kehlkopfes, die Veränderungen des Schädels, des Gehirns und der seelischen Tätigkeiten. Beim Pferd, Rind und Meerschweinchen wurde nach der Kastration junger Tiere der Schädel vergrössert.

Im ganzen wird durch frühzeitige Kastration die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere gehemmt, ohne dass der Kastrat die „positiven Merkmale des anderen Geschlechtes“ dadurch erhielte.

Auf den Schwund der Keimdrüsen seien allerdings die Entwickelung der Brüste bei Männern und das Wachsen der Barthaare bei alten Frauen zu beziehen.

Moebius ist der Meinung, dass die Keimdrüsen die sekundären Geschlechtsmerkmale nicht erzeugen, sondern nur fördern und das Auftreten von sekundären Merkmalen des anderen Geschlechtes hindern. Das Maassgebende sei der Übertritt chemischer Produkte der Keimdrüsen in das Blut und ihre hemmende, fördernde und umgestaltende Wirkung auf bestimmte Organe, welche die sekundären Geschlechtscharaktere darstellen.

Loewy hat Kapaunen mit Hodensubstanz gefüttert und dadurch stärkeres Wachstum des Kammes und der Bartlappen erzielt.

Die Abhandlung enthält aber vorzugsweise die neueren Anschauungen und Versuchsergebnisse über den Einfluss der Geschlechtsdrüsen auf den Gesamtstoffwechsel, der beim Manne nicht einwandfrei, bei der Frau dagegen klar zutage tritt.

Werden geschlechtsreife Individuen kastriert, wie das beim Menschen infolge lebensrettender Entfernung von Geschwülsten nötig wird, so werden beim weiblichen Geschlecht Scheide und Uterus zurückgebildet; ein Schrumpfen der Brustdrüsen wird nicht beobachtet. Die Kastration einer milchgebenden Kuh verlängert sogar die Dauer der Milchbildung.

Die Entfernung der Eierstöcke hat das Aufhören der Menstruation im Gefolge, der Geschlechtstrieb wird vermindert oder erlischt, nervöse Erscheinungen, wie Wallungen, Schweisse, Gesichts- und Gehörtäuschungen treten auf.

Man hat auch die Folgen der Kastration, so z. B. *Bouin*, nicht auf die Entfernung der Geschlechtsdrüsen als Organ, sondern auf den Wegfall eines ihrer Bestandteile, der sogenannten Zwischensubstanz zurückführen zu können

geglaubt. Das Unzutreffende dieser Meinung habe ich an anderer Stelle (Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte 15, 50, 1906) dargelegt.

Ebensowenig trifft die Auffassung zu, dass alternde Vögel mit dem Aufhören der Geschlechtstätigkeit die Charaktere des anderen Geschlechts annehmen. Dafür hat *A. Brandt* ausführliche und hinreichende Beweise in seinen Versuchen über Arrhenoidie (Hahnenfedrigkeit der Weibchen) und das entgegengesetzte Verhalten der Männchen — die Thelyidie — geliefert.

Mit Recht macht *Brandt* darauf aufmerksam, dass Arrhenoidie und Thelyidie bei einigen Vögeln als Regel vorkommen. Beide können unabhängig von einer Veränderung der Geschlechtsorgane als Ausdruck selbständiger Abänderung auftreten. Sie sind aber auch angeboren bei Zwitter- oder sonstiger Missbildung, oder werden erworben nach Verlust oder Entartung der Keimdrüsen; so freilich am häufigsten als Begleiterscheinung der mit Unfruchtbarkeit verbundenen Altersrückbildung der Eierstöcke.

Wie *Brandt* diese Frage richtig stellte, so hat *Sellheim* durch seine Versuche nachgewiesen, dass man durch Verschluss oder Resektion des Eileiters beim Huhn keine Veränderung des Eierstockes und der sekundären Geschlechtscharaktere herbeiführen könne. Demnach ist die Poularde kein Kastrat, sondern ein vor Eintritt der Geschlechtsreife der Fettmast unterworfenes Huhn.

Den Versuchen *Bouin*'s und *Ancel*'s über Aspermie nach Unterbindung des Vas deferens stehen die gegenteiligen Erfahrungen der Ärzte und *M. Nussbaum*'s Versuche an Fröschen gegenüber. Man kann somit auch beim Manne nach Verschluss des Vas deferens nicht von einer eigentlichen Kastration reden, wenn auch freilich die Entleerung des Samens unmöglich geworden ist.

Die Versuche von *Bouin* und *Ancel* an Kryptorchiden müssen wiederholt werden. In den Hoden solcher Individuen soll nur das Ernährungssyncytium der *Sertoli*'schen Zellen und die Hodenzwischensubstanz erhalten sein. Trotzdem besitzen die Kryptorchiden die Zeichen und Neigungen des Mannes.

Auch die Angaben über die transversale Wirkung oder die Wirkung auf der der Keimdrüse beraubten Seite sind nicht widerspruchslos in der Literatur. Es verlohnt sich daher nicht, sie im einzelnen anzuführen. Sicher ist jedoch, wie *H. Gerhartz* nachgewiesen hat, dass ein einseitig kastriertes Männchen der Rana fusca beide Samenblasen und Daumenschwielen im Laufe des Jahrescyclus gleichmässig ausbildet, während die beiderseitige Kastration sowohl Samenblasen als Daumenschwielen dauernd zurückbildet.

Es gibt in der Literatur zuverlässige Angaben von *Vennerholm*, *Hanau* und *Sellheim*, denen ich nach eigenen Untersuchungen beitrete, wonach die völlige Kastration der Henne unmöglich ist. Ist das in der Tat der Fall, so würden die Versuche *Guthrie*'s mit ganz besonderer Berücksichtigung dieses Punktes zu wiederholen sein. *M. Nussbaum* hatte zuerst vorgeschlagen, den Einfluss des elterlichen Leibes bei der Vererbung auf die Weise zu prüfen, dass man einem kastrierten Weibchen Eierstöcke einer Varietät derselben Art implantiere, und dies Weibchen von einem Männchen der Rasse oder Varietät belegen lasse, von der die neuen Eierstöcke stammen. Hat der elterliche Organismus Anteil bei der Vererbung, so müssen die durch solche Versuchsanordnung erzielten Jungen nicht allein die Merkmale des Stammes von Ei und Samen, sondern auch die der Pflegemutter zeigen.

Die Versuche *Guthrie's* fielen in diesem Sinne aus; es ist aber verständlich, dass solche Resultate auftreten müssen, wenn in der Tat noch Reste des ursprünglichen Eierstockes zurückblieben. Daher die Berechtigung der Forderung, dass die Frage erneut geprüft werde.

Ungewiss in der Beurteilung bleiben die Beobachtungen über den Einfluss der Kastration auf die Geweihbildung, worüber *A. Rörig* in einer Reihe von Abhandlungen berichtet hat. Nur das eine scheint gesichert zu sein, dass die vollständige Kastration der Männchen vor Entwickelung der Stirnzapfen keine Geweihbildung aufkommen lässt, wie *G. H. Fowler* an Cervus dama zeigte. Sind die Stirnzapfen gebildet, so treiben sie, wenn die Kastration vor der ersten Geweihbildung gemacht wird, nur kleine Kolbengeweihe.

Das Absägen der Geweihstangen hat auf die Zeugungsfähigkeit und Gesundheit keinen Einfluss.

Es gibt überdies männliche Cerviden ohne Geweih; bei vierzehn Species ist Geweihbildung der weiblichen Tiere beobachtet worden.

Ältere, steril gewordene Weibchen neigen zur Geweihbildung, ebenso solche mit kranken inneren Geschlechtswerkzeugen.

Da aber auch abnorme Geweihbildung bei abnormem Bau der Stirnzapfen, bei Erkrankungen und nicht allein der Zeugungswerkzeuge, nach Verletzungen auftritt, so ist die Bedeutung der Kastration in diesem Falle problematisch. Es müsste denn nachgewiesen werden, dass vor der Missbildung der Geweihe durch die Erkrankung oder Verletzung die Genitalien zuerst erkrankt seien. Die Möglichkeit eines solchen Zusammenhanges ist freilich nicht ausgeschlossen. *Ceni* hat nämlich über Versuche Mitteilungen gemacht, dass die Exstirpation einer Hirnhemisphäre die Hoden verändere, beim Hund die Samenbildung zum Stillstand bringe.

Gesicherter sind die Ergebnisse der Versuche an Vögeln, die von *Sellheim* zusammengestellt und durch eigene bereichert wurden. Danach schrumpfen bei Kapaunen der Kamm, die Bartlappen und Ohrscheiben, das Federkleid entwickelt sich lebhafter als beim Hahn, mit dem er gleiche Sporenbildung zeigt. Wie beim Menschen nach *Dupuytren* und *W. Gruber* bei gleichgrossen Individuen der Kehlkopf des männlichen Kastraten um ein Drittel kleiner ist als der des Mannes, so wird auch der Kehlkopf des Kapaunes kleiner als der des Hahnes. Gehirn, Herz und Schädel bleiben kleiner; die Muskelansätze der Knochen sind weniger stark hervortretend, Furcula und Sternum verbogen; die Länge der Gliedmaassen nimmt zu, das Becken wird abnorm und die Fettentwickelung erreicht einen hohen Grad, wenn ein Hahn in jugendlichem Alter kastriert wurde.

Aus alledem zieht *Sellheim* den Schluss, dass durch die Kastration bei den Männchen keine Charaktere des weiblichen Geschlechtes auftreten und dass der Einfluss der Keimdrüsen sich nicht auf die sekundären Geschlechtscharaktere beschränke, sondern tief in die ganze Entwickelung des Kastraten eingreifen.

Den Einfluss der Kastration auf das Knochenwachstum hat *Sellheim* auch an Säugetieren nachgewiesen. Beim Stier ist das Knochenwachstum im vierten Jahre zu Ende, beim Ochs geht es weiter. Kastrierte *Sellheim* jugendliche Hündinnen, so konnte er im Vergleich zu Wurfschwestern beträchtliche

Veränderungen in den Proportionen der Extremitäten, des Schädels, des Beckens und Brustkorbes durch das verlängerte Knochenwachstum nachweisen.

Bei Ochsen, die in der sechsten bis achten Lebenswoche kastriert wurden, entwickelten sich Hörner, Milchdrüsen und Zitzen stärker als beim Stier. Auch aus diesem Ergebnis folgt, dass die Kastration nicht einfach die Charaktere des anderen Geschlechts zur Entwickelung bringt; denn wenn auch die Veränderungen an den Milchdrüsen den männlichen Kastraten dem weiblichen Typus nähert, so hebt wiederum das übertriebene Wachstum der Hörner ihn sogar über den männlichen Typus hinaus.

Einen wichtigen experimentellen Beitrag zur Lehre von den Folgen der Kastration hat *G. Schneidemühl* durch vergleichende Untersuchungen an den *Cowper*'schen Drüsen des Rindes und Schweines geliefert.

Die *Cowper*'schen Drüsen des Ochsen sind, äusserlich betrachtet, denen des Stieres gleich. Untersucht man aber den inneren Bau, so zeigt sich, dass beim Ochsen nur das periglanduläre Bindegewebe sich vermehrt hat, während beim Stier die Drüsensubstanz und die Ausführungsgänge gewachsen sind.

An der Hand dieses Befundes muss man daran denken, dass die Angaben von *Bilharz* über normale Grösse der *Cowper*'schen Drüsen bei zwei Eunuchen sehr wohl durch eine weitgehende Bindegewebswucherung bedingt sein konnte, da eine histologische Untersuchung dieser Fälle nicht gemacht wurde.

Beim Schwein tritt der Grössenunterschied der *Cowper*'schen Drüsen des Ebers und Kastraten schon macroscopisch deutlich hervor.

Somit ist nicht allein, wie *Cuvier*, *Leydig*, *Leukart*, *Tiedemann* u. a. dies behaupteten, die Zugehörigkeit der *Cowper*'schen Drüsen zum Geschlechtsapparat, sondern auch die Abhängigkeit ihres Wachstums von den Keimdrüsen endgültig nachgewiesen.

Fichera hat nach Kastration verschiedener Säugetierspecies eine Vergrösserung der Hypophysis folgen sehen.

Nicht allein durch den Wert des scharfsinnig benutzten Beobachtungsmaterials ausgezeichnet, sondern auch von allgemeiner Bedeutung sind die Abhandlungen von *A. Giard*[1]) über die parasitäre Kastration bei niederen Krebsen. In Stenorhynchus wandern kurz nach der embryonalen Periode Bopyriden ein und werden in ihm zu einer Zeit geschlechtsreif, wenn der Wirt ohne die Einwanderung des Parasiten geschlechtsreif geworden wäre.

Die infizierten Weibchen schützen den Parasiten; ebenso die Männchen, welche die Triebe und äusseren Merkmale ihres Geschlechts verlieren und den Weibchen ähnlich werden.

Die Weibchen entwickeln somit, indem sie den Parasiten beschützen, weibliche Instinkte; sie erhalten Eigenschaften, wie sie auftreten, wenn ohne die Infektion das Tier die eigenen Eier entwickelt hätte.

Das Männchen verliert mit den Hoden die männlichen Instinkte und nimmt mit der fortschreitenden Entwickelung des Parasiten weibliche Eigenschaften an.

Man darf nicht vergessen, dass früher die Annahme gemacht wurde, es würden nur Weibchen von dem Parasiten befallen, bis *Giard* die auffälligen Veränderungen an den infizierten heranwachsenden Männchen verfolgte.

1) Vergl. T. II.

Vor kurzem hat *Geoffrey Smith* die *Giard*'schen Entdeckungen am Inachus mauretanicus bestätigt. Der angefügte Fall von Rückgang des Kammes und der Bartlappen bei einem 1 1/2 jährigen Hahn von Gallus bankiva, der seit 3 Monaten an Tuberkulose litt, widerlegt die zur Erklärung der Kastrationsfolgen bei Krabben (Inachus mauretanicus, Lucas) von *Smith* aufgestellte Theorie. Es ist wohl kaum anzunehmen, dass die Tuberkulose Eidotter im Blut erzeugt, und dies ist auch von *Smith* bei Krabben nicht bewiesen worden. Ausserdem hatten sich bei dem untersuchten Hahn das Gefieder und die Sporen nicht verändert. Wieviel das Tier durch seine Tuberkulose an Gewicht verloren hat, ist nicht angegeben. Lägen die Zahlen vor, so wäre leicht zu entscheiden, dass mit dem Schwund von Fett und Blut und Muskeln auch Kamm und Bartlappen zurückgegangen seien. Ausserdem war der Hoden nicht tuberkulös infiziert. Seine geringe Grösse ist nicht wunderbar, da im Winter die Hoden des Hahnes regelmässig an Masse abnehmen und bis zu Anfang April in einem kranken Tier nicht zu neuem Wachstum angeregt zu werden brauchen.

Die Bekämpfung der Folgeerscheinungen der Kastration.

Es ist nach dem Vorgebrachten verständlich, dass man nach Mitteln suchte, die schweren Folgen der Kastration für die Zeugungsfähigkeit, für die Stimmung und das Wohlbefinden des Betroffenen aufzuheben oder doch wenigstens zu mildern, wenn die Fortpflanzungsfähigkeit nicht wieder zu erreichen war. Derartige Mittel sind in der erfolgreichen Transplantation, in der Injektion oder sonstigen Einverleibung von Extrakten oder zerkleinerten Organen gefunden worden.

Die ersten hierher gehörigen Versuche rühren von *John Hunter* und *Berthold* her. *Berthold* kastrierte Hähne und transplantierte ihre Hoden an fremde Körperstellen und auch auf andere Hähne, wo sie anwuchsen, sich weiter entwickelten und Samenfäden bildeten. Die Hähne mit transplantierten Hoden blieben Männchen „in Ansehung der Stimme, des Fortpflanzungstriebes, der Kampflust, des Wachstums der Kämme und der Halslappen".

Mit der Verpflanzung der Hoden waren nicht allein ihre Blutgefässe zerschnitten, sondern auch ihre Nerven. Daraus zog *Berthold* den Schluss, dass die Erhaltung der männlichen Geschlechtscharaktere vom Hoden aus nur durch das Blut bedingt sein könne. Dabei wird stillschweigend angenommen, dass, obwohl neue Blutgefässe in den transplantierten Hoden eindringen, die neue Versorgung mit Nerven unterbleibe. Das ist jedoch ein Irrtum und man wird die richtige von *Berthold* schon vorgetragene Theorie über die Bedeutung der inneren Secretion bei den Vorgängen nach der Hodentransplantation durch seine Versuche nicht für bewiesen erklären können. Nichtsdestoweniger gebührt *Berthold* die, wenn auch erst spät erfolgte Anerkennung eines Pfadfinders auf diesem Gebiete. Nach *Berthold* haben *Lode*, *Foges*, *Halban*, *Knauer*, *Ribbert* u. a. Transplantationen von Geschlechtsdrüsen ausgeführt. Von *Grigorieff*, *Rubinstein* und *Knauer* ist nach Transplantation von Eierstöcken normale Schwangerschaft und Geburt beim Menschen beobachtet worden.

Es kann somit nicht bezweifelt werden, dass durch eine erfolgreiche auto- oder homoplastische Transplantation die Folgen der Kastration beseitigt werden

können. Dass bei Männchen und auch gewiss bei den Weibchen vieler Species trotz der Transplantation und ihrer günstigen Wirkung auf die sekundären Geschlechtscharaktere die Unfähigkeit zur Zeugung fortbesteht, ist verständlich. Wenn auch in dem transplantierten Hoden sich Samenfäden entwickeln, so fehlt doch für sie der Ausführungsgang. Ebenso wird nach Entfernung der Ovarien aus einem geschlossenen Pavillon, wie z. B. beim Hund, trotz gut entwickelter Eier in einem selbst in die Bauchhöhle transplantierten Ovarium keine Befruchtung stattfinden können, wenn nicht die Hand eines äusserst geschickten Experimentators den neu eingeführten Eierstock so in dem alten Pavillon wieder befestigen könnte, dass das Sperma zu dem leicht in die Tube gelangenden reifen Ei vordringen könnte. Da dies vorläufig unmöglich erscheint, so konnten bisher die von *M. Nussbaum* vorgeschlagenen Versuche über den Anteil der Elterntiere an der Vererbung beim Hund nicht ausgeführt werden.

Für den Menschen hat die Frage selbst der homoplastischen Eierstocktransplantation noch die rechtliche Seite, ob die operierte Frau einverstanden ist, eventuell Kinder zu gebären, für die sie nur im wesentlichen die Rolle einer Pflegemutter übernimmt. Selbst wenn im neuen Mutterleib der Embryo Eigenschaften seiner Trägerin annimmt, so wird doch die Anlage im Ei nicht soweit verändert werden können, dass es als ein reines Produkt der neuen Mutter sich weiter entwickelte.

Bei der Bedeutung dieser Frage wird man die Abschweifung, die ihre Besprechung mit sich brachte, verzeihlich finden und nur bedauern, dass die Lösung bis jetzt noch nicht erfolgt ist.

Was nun die weiteren Mittel zur Abwehr gegen die Ausfallerscheinungen nach der Kastration anlangt, so muss hier *Brown-Séquard* genannt werden, der die Lehre von der „inneren Secretion" begründet und durch Injektionen von Tierhodenextrakt die Ausfallerscheinungen bekämpft hat.

Die Arbeiten *M. Nussbaum*'s auf diesem Gebiete sind an Fröschen angestellt worden und verfolgten den Zweck, die Abhängigkeit der Brunstorgane der männlichen Frösche von den Hoden festzustellen. Als Brunstorgane der Froschmännchen gelten gewisse Vorderarmmuskeln, die Daumenschwielen und die Samenblasen. *H. Gerhartz* hat den Nachweis erbracht, dass die Samenblasen nicht, wie man vorher angenommen hatte, erst zur Brunstzeit sich vergrössern, sondern schon im August zu wachsen beginnen, wenn die Hoden der Rana fusca eine beträchtliche Grösse erreichen; während die Laichperiode dieser Species bei uns in den März fällt.

Auch die Daumenschwielen und die Vorderarmmuskeln vergrössern sich vom August an.

Die einseitige Kastration hindert die Vergrösserung der Daumenschwielen und der Vorderarmmuskeln ebensowenig als das Wachstum der Samenblasen. Die Behauptung mancher Autoren von einem gekreuzten hemmenden Einfluss auf sekundäre Geschlechtscharaktere nach einseitiger Kastration trifft somit für Rana fusca nicht zu.

Kastriert man Froschmännchen vollständig, so gehen nach einiger Zeit die Brunstorgane zurück.

Die Wirkung der Kastration wird aufgehoben, wenn Hoden in der Weise in den Kastraten transplantiert werden, dass sie anwachsen und sich weiter ent-

wickeln. Derartige Versuche sind von *M. Nussbaum* und *R. Meyns* mit Erfolg angestellt worden.

Ganz andere Zwecke verfolgen die Versuche *M. Nussbaum*'s, die nach ihm *W. Harms* weitergeführt hat, und in denen Hodenübertragungen in solcher Form stattfanden, dass ein Verheilen mit den Geweben des operierten Tieres nicht möglich war.

Die erste Art der Versuche beweist die Abhängigkeit der Brunstorgane vom Hoden; die zweite liefert Aufschluss über die Natur dieses Abhängigkeitsverhältnisses, wovon in dem betreffenden Kapitel gehandelt werden soll (S. 82).

Widerlegung irriger Angaben.

Sellheim führte den Nachweis, dass beim Huhn die Durchschneidung oder Resektion des Legerohres nicht von den Folgen der Kastration begleitet werde und *Shattock* und *Seligmann* zeigten durch Unterbindung der Vasa deferentia bei jungen Widdern und Hähnen die Haltlosigkeit der Annahme, dass auf diese Weise die Samenentwickelung zu verhindern ist. Übrigens ist es den Ärzten wohlbekannt, dass Verschluss der Vasa deferentia die Zeugungsfähigkeit mechanisch hindere. Die Samenbildung aber wird dadurch nicht aufgehoben.

Literatur.

Alterthum, E., Folgezustände nach Kastration und die sekundären Geschlechtscharaktere. Beiträge zur Geburtshilfe und Gynäkologie. Bd. II. S. 13. 1899.

Becker, Ph. Ferd., Der männliche Kastrat mit besonderer Berücksichtigung seines Knochensystems. Inaug.-Diss. Freiburg i. Br. 1898.

Derselbe, Über das Knochensystem eines Kastraten. Archiv f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte (*His*) 1899. S. 83.

Berthold, Transplantation der Hoden. Arch. f. Anatomie u. Physiologie. 1849. S. 42.

Bilharz, A., Die Genitalorgane schwarzer Eunuchen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie X. S. 281. 1860.

Bouin, P. et *Ancel, P.*, Comptes rendus. Bd. 142. 29. Jan. 1906. p. 298.

Brandt, Alexander, Anatomisches und Allgemeines über die sogenannte Hahnenfedrigkeit und über anderweitige Geschlechtsanomalien bei Vögeln. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 48. S. 101. 1889.

Brown-Séquard, Arch. de physiol. norm. et pathol. 1889. p. 651–658, 739—746. 1890. 201—208. 443—455, 456—457, 641—648.
(Injektion von Extrakt aus Tierhoden beim Manne und Ovarialextrakt beim Weibe.)

Derselbe, Exposé des effets produits chez l'homme par des injections sous-cutanées. Paris Masson 1890.

Derselbe, Arch. de physiol. norm. et pathol. 1891. p. 401—403, 747—761.

Derselbe und *d'Arsonval, A.*, l. c. p. 491—506. 1891.
(In diesem Jahre untersucht *Brown-Séquard* mit Beihilfe von d'*Arsonval* den Einfluss der flüssigen Extrakte auch anderer Organe auf den Menschen.)

Ceni, C., Rapport entre le cerveau et les testicules. Arch. ital. de Biol. 49, 368, 1908.

Cramer, H., Gynäkologische Rundschau Nr. 16, III. Jahrg., 1909.

Cunningham, J. T., Arch. f. Entw.-Mech. 26, 372, 1908.

Fichera, G., Sulla ipertrofia della ghiandola pituitaria consecutiva alla castrazione (Policlinico Vol. XII—C, 1905 und Boll. R. Acad. Med. Roma ann. XXXI fasc. 3° e 4° 1905).

Foges, A., Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Arch. f. die gesamte Physiologie. Bd. 93. 1—2. S. 39. 1902.

Gerhartz, H., Rudimentärer Hermaphroditismus bei Rana esculenta. Arch. f. micr. Anatomie. Bd. 65. S. 699. 1905.

Giard, A., Compt. rend. Acad. Scienc., t. 103. p. 84. 1886; t. 1° 4. p. 113, 1887; t. 109. p. 79, 324, 708. 1889.

(Eine Zusammenstellung sämtlicher Abhandlungen des Autors, welche dieses Gebiet behandeln, findet sich in Exposé des titres et travaux scientifiques (1868—1896) de *Alfred Giard.* Paris 1896.)

Gruber, W., Untersuchungen einiger Organe eines Kastraten. Arch. f. Anat., Phys etc. Jahrg. 1847. S. 463.

Guthrie, C. C., Journ. exp. Zoology 5, 563, 1908.

Halban, J., Ovarium und Menstruation. Sitz.-Ber. d. k. k. Akad. d. W. zu Wien. 110. Bd. 3. S. 71. 1901.

Derselbe, Über den Einfluss der Ovarien auf die Entwickelung des Genitales. Monatsschrift f. Geburtsh. u. Gynäkologie. XII. 4. p. 496. 1900.

Derselbe, Die Entstehung der Geschlechtscharaktere. Arch. f. Gynäkologie, Bd. 70. H. 2, Sep.-Abd. 1903.

Hanau, A., Versuche über den Einfluss der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. 65. S. 516. 1896.

Harms, W., *Pflueger*'s Arch. 133, 27, 1910.

Hegar, A., Korrelationen der Keimdrüsen und Geschlechtsbestimmung. Beiträge zur Geburtshilfe und Gynäkologie. Bd. VII. S. 201. 1903.

Knauer, E., Centralbl. f. Gynäkologie. 1896. S. 524.

Derselbe, Über Ovarientransplantation. Wiener klin. Wochenschr. 1889. S. 1219.

Derselbe, Die Ovarientransplantation. Arch. f. Gynäkologie. Bd. 60. 2. S. 322. 1900.

Loewy, A., Neuere Untersuchungen zur Physiologie der Geschlechtsorgane. Ergebnisse der Physiologie. 1903.

Lode, A., Zur Transplantation der Hoden bei Hähnen. Wiener klin. Wochenschr. 1895. S. 345.

Meyns, R., *Pflueger*'s Arch. 132, 433, 1910.

Nussbaum, M., Einfluss des Hodensecrets auf die Entwickelung der Brunstorgane des Landfrosches. Sitz.-Ber. der Niederrh. Ges. 23. Okt. 1904. Jahrgang 1905. S. 44. Ebenda, Sitzung vom 21. Mai 1906.

Derselbe, Innere Secretion und Nerveneinfluss. Anat. Anz. Bd. 29. S. 431. 1906. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgesch. 15, 39, 1905. *Pflueger*'s Arch. 126, 519, 1909.

Oudemans, J. Th., Zool. Jahrbücher (Syst. Abt.) 12, 71, 1898.

Passet, Archiv für Anthropologie. Bd. 14. 1883.

Pflueger, E. F. W., Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Bonn 1877. S. 46. *Pflueger*'s Arch. 15, 57, 1877.

Derselbe, Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Arch. f. d. g. Physiologie. Bd. 22. 1882.

Ribbert, Archiv f. Entw.-Mech. der Organismen. Bd. 6. S. 131. 1897.

Derselbe, Über Transplantation von Ovarium, Hoden und Mamma. Arch. f. Entw.-Mech. VII. Bd. S. 688. 1898.

Rörig, A., Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben? Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen. VIII. S. 382. 1899.

Derselbe, Über Grweihentwickelung und Geweihbildung. Ebenda X. S. 525 und 618. XI. S. 65. u. 225. 1900—1901.

Derselbe, Über die Wirkung der Kastration von Cervus (Cariacus) mexicanus auf die Schädelbildung. Ebenda VIII. S. 633. 1899.

Shattock and *Seligmann*, Proc. Reg. Soc. London. Vol. 73, 1904.

Sellheim, H., Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Beiträge zur Geburtshilfe und Gynäkologie. I. 1898.

Derselbe, Kastration und Knochenwachstum. Ebenda II. 1899.

Derselbe, Kastration und sekundäre Geschlechtscharaktere. Ebenda V. S. 409. 1901.

Schneidemühl, G., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den feineren Bau der *Cowper*'schen Drüse. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin und vergleichende Pathologie. Bd. VI.
Smith, G., Quart. Journ. Microsc. Sc. 54, 577 und 55, 225, 1910.

---

3. Kapitel.

Die Transplantation.

Die unter dem Namen der Transplantation einzureihenden Experimente haben fast alle eine hohe praktische Bedeutung gewonnen und sind nicht allein von Biologen, sondern namentlich auch von Chirurgen eingeführt und verbessert worden.

Der um die Lehre von der Regeneration und Transplantation verdiente Anatom *Barfurth* hat daher auch in einer besonderen Schrift kürzlich die Bedeutung derartiger Versuche in der Medizin auseinandergesetzt; während bis dahin die Biologen vorzugsweise von theoretischem Interesse geleitet wurden, wenn sie wie *Korschelt* und *Morgan* die Resultate der Transplantationstechnik in einer zusammenfassenden Darstellung ausführlich behandelten.

Von *Giard* sind die Bezeichnungen autoplastisch, homoplastisch und heteroplastisch eingeführt worden, je nachdem es sich um Vereinigung von Teilstücken desselben Individuums oder verschiedener Individuen derselben Species oder gar verschiedener, nicht verwandter Individuen handelt.

Im Pflanzenreich werden für die Anheilung kleinerer, junger Teile auf den Stamm oder Ast oder Stengel einer nah verwandten Art, die Ausdrücke Pfropfen, Copulieren und Oculieren gebraucht, wenn das Pfropfreis mit flach zugeschnittener Basis in einen Spalt der Rinde der bewurzelten Pflanze eingeschoben und dort bis zur Verwachsung befestigt wird, oder wenn die Vereinigung dieser Teile an einander entsprechenden Querschnitten oder durch Einheilen einer Knospe zuwege gebracht wird.

Im Tierreich sind Vereinigungen zwischen Eiern und Keimblasen, zwischen Protozoen, Coelenteraten, Ascidien, Würmern, Schmetterlingspuppen und bei den Larven von Amphibien leicht herzustellen. Es würde sich empfehlen, derartige Vereinigungen auch im Tierreich als Pfropfungen zu bezeichnen und den Begriff der Transplantation auf die Übertragung von Gewebsstücken oder Organen in ein defektes oder normales Individuum zu beschränken.

Die Verbindung zwischen zwei fertigen Tieren, welche die Individualität der Komponenten nicht aufhebt, wird Parabiose benannt. Sie kann durch Verheilung zwischen Hautstücken oder auch der Wandungen der grossen Körperhöhlen zweier Tiere hergestellt werden. Derartige Versuche sind mit Erfolg von *Sauerbruch* und *Heyde* ausgeführt worden. Gelingt es, grössere Gefässanastomosen zwischen den beiden Tieren herzustellen, so verspricht der Versuch bei manchen Problemen zur Entscheidung führen zu können.

Gelegentlich der Beschreibung der nach einer Kastration sich einstellenden Folgen und deren Bekämpfung wurde auch die Transplantation der Hoden besprochen. *M. Nussbaum* wies durch seine Versuche nach, dass, wegen des erschwerten rechtzeitigen Vordringens neuer Blutgefässe in das Innere grösserer

Stücke, das Transplantat zugrunde geht, wenn es nicht nach *Stich* und *Carrel* an die Blutbahn des Impflings sofort angeschlossen und durchblutet werden kann. Bei der Verlagerung ohne Gefässnaht muss der Experimentator die neue Ansatzstelle anfrischen und bei kleinen Stücken auf eine, dem Anheilen folgende kompensatorische Hypertrophie rechnen. Das gelingt in der Tat.

Nach dieser Methode haben *R. Meyns* auto-, homo- und heteroplastische Hodentransplantationen bei Fröschen und *H. Fischer* mit gleich gutem Erfolg bei denselben Tieren Übertragungen von Pankreas gemacht.

Den Unterschied im Erfolg bei der Transplantation grosser oder kleiner Stücke mögen die beigegebenen Figuren erläutern.

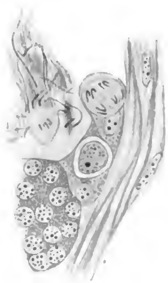


Fig. 49.
Transplantation eines kleinen Hodenstückes.
Nach *R. Meyns*, *Pflueger's* Arch., Bd. 132, Tafel 14, Fig. 1, 1910.

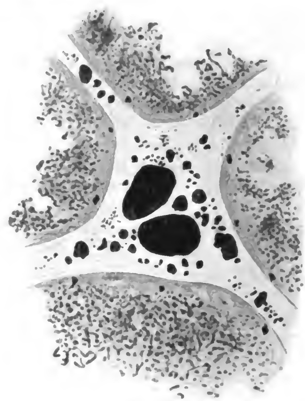


Fig. 50.
Transplantation eines ganzen Hodens.
Ebenda, Bd. 126, Tafel 18, Fig. 22, 1909.

In dem kleinen Transplantat hat Regeneration stattgefunden; es enthält die Stadien der Samenentwickelung bis zu reifen Samenfäden. In dem Präparat aus einem ganz in die Bauchhöhle versenkten Hoden, dessen Kapsel nach Verwachsung mit der Harnblase neue Blutgefässe trug, während das Innere frei davon war, sind, wie die Fig. 50 zeigt, alle Hodenkanälchen in Rückbildung; von Samenfäden oder deren Vorstufen ist nichts vorhanden; die Kanäle sind mit Detritus gefüllt.

Wie die Hoden, so hat man auch mit Erfolg Ovarien, Milchdrüsen (*Ribbert* u. a.) transplantiert und nach der Transplantation in Funktion treten sehen. Wie lange solche Transplantate lebensfähig zu erhalten sind, ist noch nicht genügend festgestellt worden.

In den Versuchen *Meisenheimer's* gingen transplantierte, artfremde Eierstöcke von Raupen zugrunde; artgleiche entwickelten sich auch in männlichen Tieren weiter. *W. Harms* gelang es, bei Regenwürmern auch artfremde Ovarien mit Erfolg zu transplantieren. Das Nähere über seine Versuche findet man S. 66.

Zur Heilung der Ausfallerscheinungen bei Exstirpationen der Schilddrüse hat *Kocher* schon im Jahre 1883 Schilddrüsen mit freilich nicht dauerndem, aber doch zeitweiligem Erfolg transplantiert.

Es gibt überhaupt kein einziges Organ, mit dem bisher nicht mehr oder weniger glückliche Transplantationen gemacht worden seien. Wie namentlich *R. Meyns* genauer beschrieb und wie auch von anderen Autoren berichtet wird, so geht nach der Transplantation ein Teil des Gewebes zugrunde, dient zur Ernährung des Restes, der sich sodann regeneriert. Im Hodentransplantat bleiben die fertigen Samenfäden nicht erhalten; eine geradezu sich überstürzende Neubildung geht nach ihrer Rückbildung und Aufsaugung von den erhaltenen Samenmutterzellen, den Spermatogonien, aus.

Zielen die Transplantationen der Keimdrüsen darauf hin, die Zeugungsfähigkeit zu erhalten oder zum mindesten Ausfallerscheinungen zu verhüten, so hat die Transplantation von Epithelien vor allem den Zweck, dem Körper die schützende Epitheldecke zurückzugeben und ihn vor Infektionen zu bewahren. Deshalb ist es für die Erhaltung eines Individuums ungemein wichtig, Epithellücken schnell und vollständig zu ersetzen.

Zu dem Zwecke transplantierte *Reverdin* mit bleibendem Erfolg kleine Epidermisstücke auf die der Schutzdecke beraubten Stellen der Haut. *Thiersch* benutzte zu seinen Transplantationen in den oberen Schichten der Lederhaut flach abgetragene, dünne Hautlappen; aber auch abgeschabte Epithelfetzen sind geeignet, auf wunden Flächen eine Epithelregeneration zu leisten, wie *Mangoldt* und *Noesske* gezeigt haben.

Es kommt bei diesen Dingen natürlich bloss auf das Prinzip an, und die Anwendung an verschiedenen Körperstellen zu chirurgischen Zwecken ist nur eine Variation der von den Entdeckern an der Haut gewonnenen Erfahrungen. Dass die Transplantation auch an Schleimhäuten gelingt, ergibt sich hieraus und ist auch durch den Versuch festgestellt worden.

Berechtigtes Aufsehen erregten die 1894 von *Born* zuerst angestellten Verwachsungsversuche an jungen Amphibienlarven mit eben geschlossenem Rückenmarksrohr und angelegter Schwanzknospe. Die verschiedensten Variationen der Vereinigung von Teilen derselben und verschiedener Art, Gattung und selbst Familie[1]) geben lebensfähige Individuen mit einfachen oder je nach der Operationstechnik auch mehrfachen Organen.

Die Überpflanzung eines Hinterstücks auf den Bauch einer anderen Larve brachte wohl die Weiterentwickelung der Beinanlage zuwege, aber keine einheitliche Innervation. Bei den Bewegungen des Haupttieres bleiben die Glieder der Nebenlarve in Ruhe. Von dem erhaltenen Rückenmark des Pfröpflings werden durch Hautreize an diesem selbst Bewegungen, aber nicht Bewegungen des Haupttieres ausgelöst.

Eine Vereinigung der beiden Centralnervensysteme war also nicht zustande gekommen. Der Versuch illustriert in glänzender Weise die Bedeutung des Gebrauchs für die Entwickelung der Organe. Der Form und Gliederung nach waren die Beine der Nebenlarve ebenso weit entwickelt, als die kräftig gebrauchten des Haupttieres. Da die Nebenextremitäten aber in Ruhe verharrten,

---

[1]) So z. B. Rana esculenta und Bombinator igneus.

so waren sie gleichsam nur eine verkleinerte Wiederholung der Form der durch den Gebrauch stärker gewordenen Beine des Hauptiieres.

Auf dem Gebiet der praktischen Verwertung von Organverpflanzungen haben die Chirurgen durch Erfindung und Verbesserung der Gefässnaht, ausgegangen von *Lambert* und brauchbar gemacht durch *A. Carrel* und *R. Stich*, eine Reihe glänzender Erfolge erzielt.

Man kann ganze Strecken einer entarteten Arterie durch überpflanzte Venenstücke ersetzen.

Carrel und *Guthrie* zeigten und ebenso *Stich*, *Schmieden* und *B. Fischer*, dass man einen autoplastischen dauernden Ersatz einer Arterienstrecke durch ein Venenstück bei einer Beobachtungszeit von 400 Tagen erzielen kann. Die übertragene Venenwand verdickt sich und zeigt somit in dem schon hoch differenzierten Zustande eine weitgehende Anpassungsfähigkeit. Die Intima verdickt sich, die elastischen Fasern und die glatten Muskeln nehmen an Masse zu.

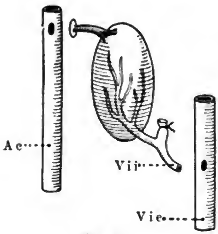


Fig. 51.

Transplantation der Schilddrüse mit seitlicher Naht eines Lappens in die Arterie und Vene. Ac Art. carotis, Vii Vena jugularis interna, Vie Vena jugularis externa.

Nach *R. Stich*, Ergeb. d. Chir. u. Orthop., 1. Bd., 1910, Abb. 33, pag. 43.

Beim Menschen soll nach den bis jetzt gemachten Erfahrungen ein autoplastischer Ersatz am meisten Erfolg versprechen; bei Tieren sind auch homöoplastische Transplantationen geglückt.

Es gelang von Drüsen eine autoplastische Überpflanzung der Schilddrüse mittelst Gefässnaht. Bei der Arbeitsfreudigkeit der Experimentatoren und der grossen Bedeutung eines schliesslichen Gelingens steht zu erwarten, dass die zurzeit ausstehenden Erfolge sich noch einstellen werden, so dass man ein krankes Organ eines Individuums durch ein gesundes eines anderen wird ersetzen lernen. Heteroplastische Transplantationen ermutigen freilich nicht mit bezug auf einen nützlichen, dauernden Ersatz. Am besten gelang bis jetzt die Überpflanzung der Schilddrüse an eine andere Stelle bei demselben Versuchstier.

Zur Orientierung über die Ausführung von Transplantationen mit Gefässnaht wird die Wiedergabe einer bei *Stich* abgebildeten Figur und die beigefügte Erklärung genügen.

Von besonders hoher chirurgischer Wichtigkeit ist die Möglichkeit, periostbedeckte Knochenstücke, am besten desselben Individuums, auf Knochenlücken zu übertragen und sie dort einheilen und regenerieren zu sehen.

Statt der stets schwierigen Transplantation von Muskeln dürfte sich die Verlagerung von Muskeln empfehlen, um eine ausgefallene Bewegungsrichtung zu ersetzen.

Bisher sind Transplantationen embryonaler Gewebe auf Erwachsene nicht von dem erwarteten Erfolg begleitet gewesen. Nach 2—3 Monaten waren in den Versuchen von *Ceaparu* Gewebe von Mäuseembryonen im Bauchraum erwachsener Mäuse resorbiert.

Barfurth zählt unter den Transplantationen mit Recht die Transfusion auf; da das Blut ja ebensogut als andere Gewebe eine Zellenmasse mit freilich flüssiger Zwischensubstanz, darstellt. Erfolge werden bei homoplastischen Versuchen, also beim Menschen mit lebenswarmem Blut aus der Arterie des einen in die Vene des anderen, erzielt.

Eine Zeitlang kann man sogar tote Gewebe und selbst unorganisierte Bestandteile in einen lebenden Körper nach Transplantation einheilen sehen. Aber hierdurch ist kein dauernder Ersatz zu schaffen. Auch die Übertragung artfremder Teile soll nach den Angaben der Autoren erfolglos verlaufen, selbst wenn eine anfängliche Verwachsung stattfand.

Doch ist die Frage nach dem Wert der heteroplastischen Transplantation nicht einheitlich zu lösen. In den meisten Fällen schlägt der Versuch fehl; *R. Meyns* hat jedoch mit gutem Erfolg Hoden einer Froschspecies auf die andere übertragen. Von *Bucura* liegen Angaben über Versuche mit artfremden Eierstöcken vor. Nach ihm heilen artfremde Ovarien, Kaninchen oder Meerschweinchen implantiert, ein und können Follikel zur Reife bringen und die Kastrationsatrophie des Uterus aufhalten. Ovarien und Transplantation des Hodens, der sogar Sperma entwickelt, halten die Kastrationsatrophie des Uterus nicht auf.

Transplantationen von Gliedmaassenanlagen haben nach *Born* zu bestimmten Zwecken an Batrachierlarven *H. Braus*, *R. G. Harrison*, Verpflanzungen von Augenanlagen *W. H. Lewis*, *Spemann* und *E. T. Bell*, von Nasenanlagen *E. T. Bell*, von Gehörbläschen *Spemann* und *Streeter* erfolgreich angestellt.

Tornier, *Braus* und *Harrison* zeigten, dass transplantierte Gliedmaassenanlagen nicht selten sich verdoppeln; die accessorische Extremität ist alsdann das Spiegelbild der primären Anlage bei normalem Entwickelungsgange. Dies ist um so interessanter als es zeigt, dass auch in dem ziemlich weit fortgeschrittenen Stadium, in dem die Versuche angestellt werden, Anlagen aus der einen Körperhälfte solche aus der anderen neubilden können.

Wenn *Harrison* durch Entfernung der Rückenmarksanlage, nachdem sie sich eben geschlossen hatte, die operierten Froschlarven 7—9 Tage leben liess, so wurden die nervenlosen Beinanlagen, und solche die Nerven enthielten, auf normale Larven gleichen Alters übertragen, die nervenlose Gliedmaassenanlage auf der einen Seite der Versuchslarve, die normale Anlage auf der anderen.

Die Versuchstiere blieben am Leben, bis die eigenen und transplantierten Gliedmaassen so weit entwickelt waren, dass ihre Gelenke erkannt werden konnten.

In einer zweiten Serie wurden normale Anlagen auf nervenfreie Larven übertragen.

Aus diesen Versuchen ergab sich dann bei microscopischer Untersuchung und Rekonstruktion der Schnittserien:

Die transplantierten Anlagen wachsen normal aus und erhalten Nerven in normaler Astfolge von dem ernährenden Wirt, auch wenn sie von nervenlosen Larven stammen.

Wird dagegen eine Anlage einer normalen Larve auf eine durch Ent-

fernung der Rückenmarksanlage nervenfrei gehaltene Larve transplantiert, so gehen die Nerven in der transplantierten normalen Anlage zugrunde.

Die Experimente sind nicht allein als Transplantationsversuche von Bedeutung: als solche wären sie nur eine Wiederholung älterer; ihr Wert liegt in



Fig. 52.

Zusammengesetzter Embryo: vorn Rana sylvatica, hinten Rana palustris. Zwei Stunden nach der Heilung. Eine Seitenlinie ist noch nicht sichtbar.

Nach *R. G. Harrison*, Arch. f. micr. Anat. Bd. 63, Tafel III, Fig. 1.

dem Nachweis, dass die Nerven aus den Ganglienzellen auswachsen, und dass periphere Nervenstrecken ohne Verbindung mit Ganglienzellen sicher zugrunde gehen.

R. G. Harrison hat ein Vorderstück der schwärzlichen Rana sylvatica-Larven mit dem Hinterstück einer hellbraunen Larve von Rana palustris vereinigt, ehe die Anlage der Seitenlinie vorhanden war. Dann wuchs am Tage



Fig. 53.

Derselbe Embryo wie in Fig. 52, ungefähr 27 Stunden nach der Heilung und 29 Stunden nach der Operation. Am Rücken ist die Haut des Vorderstücks etwas über das Hinterstück verschoben. Die Seitenlinie wächst von der Gegend des im Vorderstück gelegenen Vagusganglion nach hinten und hat sich als eine für Rana sylvatica charakteristische schwarze Punktreihe aus dem schwarzen Rana sylvatica-Teil schon in den hellen Rana palustris-Teil fortgesetzt.

Nach *R. G. Harrison*, Arch. f. micr. Anat. Bd. 63, Tafel III, Fig. 2.

nach der erfolgten Verheilung der beiden Pfropfstücke aus dem schwarzen Kopfteil die Seitenlinie in den braunen Hinterleib hinein und dehnte sich wie bei dem normalen Wachstum bis in die Schwanzgegend aus, wenn das Tier nach der Zusammensetzung fortlebte.

Bei der Untersuchung von aufeinander folgenden Stadien, die in Serienschnitte zerlegt waren, stellte sich heraus, dass die Anlage der Sinnesorgane der Seitenlinie als eine Verdickung der basalen Epidermiszellenschicht in der Nähe des Vagusganglion erscheint, von da nach dem Schwanz zu auswächst und sich

sekundär mit den Nerven, die aus den Vagusganglienzellen auswachsen, vereinigt. Ein eleganterer und zugleich unanfechtbarer Beweis für das Auswachsen von Nervenfasern kann kaum erbracht werden. Das Auswachsen der Sinnesorgananlage ist der Entstehung der Schnecke und der Bogengänge aus der kleinen Gehörblasenanlage zu vergleichen, die ja ebenso wie die Seitenlinienzellen sich auf einen weiteren Raum ausdehnen, als man der Anlage nach erwarten sollte. Der *Harrison*'sche Versuch beweist somit, dass die Anlage der Sinnesorgane in der Seitenlinie vom Kopf aus schwanzwärts durch Wachstum vorgeschoben wird; denn auch in dem Rana palustris-Teil sind die Sinnesorgane schwarz, wie sie sonst nur bei Rana sylvatica gefunden werden und von deren Kopfteil im zusammengesetzten Embryo alle Seitenorgane abstammen.

Der Versuch beweist aber auch das Auswachsen der Nervenfasern aus den Ganglienzellen und die sekundäre Vereinigung von Sinnes- und Ganglienzellen.

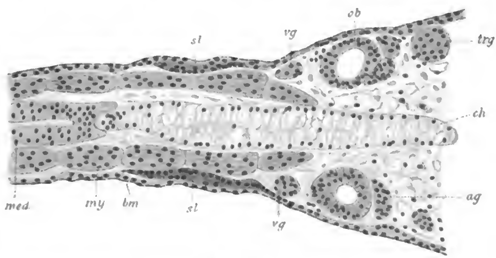


Fig. 54.

Teil eines Frontalschnittes durch einen 4 mm langen Embryo von Rana virescens. **ag** Acusticus-Ganglion; **bm** Basalmembran der Epidermis; **ch** Chorda dorsalis; **med** Medullarrohr; **my** Myotom; **ob** Ohrblase; **sl** Seitenlinienanlage, die jetzt schon bis an die caudale Grenze des dritten Myotoms vorgeschoben ist, während sie in jüngeren Stadien nur in der Gegend des ersten Myotoms dicht am Vagusganglion zu finden war; **trg** Trigeminus-Ganglion; **vg** Vagusganglion.

Nach *R. G. Harrison*, Arch f. micr. Anat. Bd. 63, Tafel V, Fig. 15.

Zur Erläuterung des *Harrison*'schen Versuches sind hier drei seiner Originalfiguren wiedergegeben worden.

Das Ausgangsmaterial waren Embryonen von 4 mm Länge. An solchen Embryonen ist der Farbenunterschied deutlich. Die Schwanzknospe ist vorhanden, die Ohranlage noch offen; ausser einigen bipolaren Zellen im Trigeminusganglion ist das Nervensystem noch ganz unentwickelt, Nervenfasern sind noch nicht vorhanden.

Die Figur 52 zeigt zwei vereinigte Komponenten der beiden Froscharten bald nach der Operation und Fig. 53 etwas mehr als einen Tag nach derselben. Das Wachstum ist deutlich zu erkennen; der älter gewordene Kompositionsbastard hat äussere Kiemenwülste, und die schwarzen Organe der Seitenlinie, die am Tage vorher fehlten, erstrecken sich bis in den gefärbten, in unserer Wiedergabe der Figur hell erscheinenden Teil der zusammengesetzten Larve.

Die Figur 54 erläutert an einem Schnitt die histologischen Verhältnisse. Freilich hätte zum Beweise auch noch ein jüngeres und ein älteres Stadium hier wiedergegeben sein müssen; es wird aber wohl genügen, darauf hinzuweisen, dass auch an Schnitten das Auswachsen der Anlage und der Nerven vom Vagusganglion in caudaler Richtung aufzufinden ist.

Auch die Transplantationen haben gelegentlich zur Erklärung von Missbildungen herangezogen werden können, wie dies von den Versuchen gilt, die *Braus* anstellte.

H. Braus hat bei den unvollständigen Transplantationen junger Extremitätenanlagen der Unke eine teilweise Luxation des Kopfes dieser Extremität erzielen können, wenn die proximale Partie der Anlage nicht ganz mitüberpflanzt war. Die freie Extremität war beim Weiterwachsen zu gross für den Pfannenteil geworden. Dies ist, wie *Braus* des Näheren ausführt, ein erster Versuch, das Vorkommen der Hüftgelenksluxation beim Menschen experimentell verstehen zu lehren, wenn auch sicher das Moment der Vererbung bei dieser mechanischen Erkrankung eine grosse Rolle spielt.

Literatur.

Barfurth, D., Regeneration und Involution. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 1—19, 1891—1910. Regeneration und Transplantation in der Medizin, Jena 1910.

Born, G., Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterländ. Kultur. Breslau 1894.

Braus, H., Verhandl. d. naturhist.-med. Ver. Heidelberg 1903 u. 7, 525, 1908; Anat. Anz. 26, 1905. Arch. f. Entw.-Mech. 30, II. T., 459, 1910.

Bucura, Zeitschr. f. Heilkunde, Wien, Bd. 28, Heft 9, 1907.

Capelle, W., Makkas, M., Stich, R., Dauerresultate der circulären Arteriennaht und Venenimplantation. Beitr. z. klin. Chir. Bd. 62, 780, 1909.

Carrel, Results of the transplantation of blood vessels organs and limbs. Journ. of the americ. med. assoc., Nov. 14, 1908.

Ceaparu, V., Compt. rend. soc. de biol. 67, 40, 1910.

Fischer, B., und *Schmieden, V.*, Exp. Untersuchungen über die funktionelle Anpassung der Gefässwand. Frankf. Zeitschr. f. Path. 3. Heft 1, 1909.

Garrè, K., Über Gefäss- und Organtransplantationen, Intern. med. Kongr. Budapest 1909.

Harrison, R. G., Journ. exp. Zool. 4, 239, 1907.

Meisenheimer, J., Zool. Anz. 35, 15. Febr. 1910; Exper. Studien I. Jena 1909.

Meyns, R., *Pflueger*'s Arch. 132, 433, 1910.

Nussbaum, M., *Pflueger*'s Arch. 126, 519, 1909.

Reverdin, J., Société de chirurgie de Paris, Dec. 1869; Gazette des hôpitaux. Jan. 11 et 22. 1870.

Ribbert, H., Arch. f. Entw.-Mech. 6, 1897; 7, 1898.

Stich, R., Über Gefäss- und Organtransplantationen mittelst Gefässnaht. Ergebn. d. Chir. u. Orthop. 1, 1, 1910. (Mit einem Verzeichnis von 148 hierhergehörigen Schriften.)

Thiersch, Verh. d. deutschen Ges. f. Chir. Bd. 15, 1886.

4. Kapitel.

Die künstliche Befruchtung.

Die künstliche Befruchtung an dieser Stelle zu erwähnen halten wir uns um deswillen für berechtigt, weil der Befruchtungsvorgang in seiner ersten Etappe nichts anderes als eine Transplantation darstellt. Erst wenn die Verschmelzung der Samenzelle mit der Eizelle nach dem Eindringen des Samenfadens erfolgt, bildet sich ein Zustand heraus, der für die Befruchtung specifisch ist und sie von anderen cellularen Veränderungen unterscheidet.

Bei Fischen hat *S. L. Jacobi* schon im Jahre 1741 künstliche Befruchtung der abgestrichenen Eier mit dem entleerten Samen vorgenommen. Dieses Experiment ist in der Folge für die künstliche Fischzucht von hoher ökonomischer Bedeutung geworden.

Die künstliche Befruchtung der Eier ist aber nicht allein bei Tieren ohne innere Begattung erfolgreich vorzunehmen, sie gelingt sogar unter den erforderlichen Maassnahmen beim Warmblüter. Es kommt nur darauf an, das zur Befruchtung reife Ei mit befruchtungsfähigem Sperma zusammenzubringen.

Auf dem Wege der künstlichen Befruchtung sind eine Menge von Kreuzungen zu erzielen, die in der Natur nicht vorkommen würden. Freilich gelingen, wie dies namentlich *Pflueger* gezeigt hat, nicht alle Bastardierungsversuche; auch existiert in diesen Dingen kein Gegenseitigkeitsverhältnis.

So ist z. B. die Kreuzung von Rana esculenta ♀ mit Rana fusca ♂ möglich, die umgekehrte dagegen nicht. Auch die mit Samen von Rana fusca befruchteten Eier von Rana esculenta gingen im Blastulastadium zugrunde. *Pflueger* erklärt das Fehlen der Reziprozität aus der Form der Samenfäden beider Arten, die bei Rana esculenta einen stumpfen, bei Rana fusca einen spitzen Kopf haben.

Gewöhnlich leidet die Organisation oder gar die Lebensfähigkeit der Bastarde; in vielen Fällen tritt Unfruchtbarkeit ein.

In der Embryologie, namentlich der Lehre von der Befruchtung und Furchung, haben die Bastardierungen wertvolle Beiträge zu unseren Kenntnissen geliefert; sie sind in der Hand *Mendels* für die Form der Vererbung von grosser Bedeutung geworden.

Freilich geben sie keinen Aufschluss über den sicher vorhandenen Zustand, dass gewisse Eigenschaften dominieren und andere in ihrer Wertigkeit bei der Vererbung zurücktreten. (Dominierende und recessive Charaktere.)

Wir vermögen keinen Grund dafür anzugeben, weshalb der Maulesel, ein Bastard zwischen Pferdehengst und Eselin, in der Gestalt dem Esel und in der Stimme dem Pferde gleicht. Es gleicht zwar wiederum der Bastard zwischen Pferdestute und Esel in der Gestalt dem Pferde, der Stimme nach dem Esel; aber daraus folgt nichts weiter, als dass in beiden Fällen die Gestalt von der Mutter, die Stimme vom Vater vererbt wird. Weshalb sich das so verhält, bleibt uns verborgen.

Eine neue Art der Bastardierung hat *W. Harms* bei Regenwürmern in seinen Versuchen zuwege gebracht.

Der Erfolg ist um so höher zu bewerten, als er zugleich zum ersten Mal eine erfolgreiche Transplantation von Eierstöcken an Tieren darstellt, die verschiedenen Gattungen angehören und die unter natürlichen Bedingungen nicht gekreuzt werden können.



Fig. 55.

Dorsalseite des Kopfsegments von Helodrilus (Allolobophora) caliginosus.

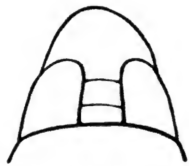


Fig. 56.

Dorsalseite des Kopfsegments von Lumbricus terrestris.

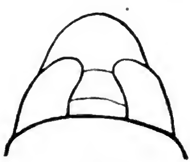


Fig. 57.



Fig. 58.

Vom Rücken gesehene Kopfsegmente zweier Bastarde zwischen Eiern aus einem Lumbricus terrestris, die in einem der Eierstöcke beraubten Helodrilus cal. von Samenfäden eines anderen Helodrilus cal. befruchtet wurden.

Von den Bastarden, deren Kopfsegmente in Fig. 57 und 58 dargestellt sind, gleicht der zu Fig. 57 gehörige mehr dem Lumbricus terrestris, aus dessen Eiern er stammt, als der zu Fig. 58 gehörige; aber auch dieser ist als ein Bastard zwischen Helodrilus und Lumbricus zu erkennen, da ein Vergleich der Figg. 56 und 58 ergibt, dass die Querfalte um ein ganzes Drittel des ganzen Kopfsegmentes weiter analwärts liegt, als bei Helodrilus. Dadurch wird der Kopf dem vom Helodrilus zwar ähnlicher als der in Fig. 57; fehlt auch die zweite kleine Querfalte, so ist doch die Ähnlichkeit mit dem Kopf von Lumbricus terrestris nicht zu verkennen. Die charakteristischen Formen der beiden Arten sind in dem Bastard zu einer Mischform verschmolzen.

Nach *W. Harms*, Zool. Anz. 36, 150 u. 151, 1910.

Die zu den Versuchen benutzten Arten Lumbricus terrestris L. und Helodrilus (Allolobophora) caliginosus Sav. unterscheiden sich durch ihre Grösse, die Farbe, die Kopflappen, die Samensäcke und die Geschlechtsringe: alles Merkmale, die zur sicheren Bestimmung eines Tieres ausreichen.

Entfernte *Harms* bei Helodrilus caliginosus die Ovarien vollständig und heilte in die entstandene Hautwunde ein Stück des Hautmuskelschlauches mit den Ovarien von Lumbricus terrestris ein, so entwickelten sich die artfremden

Ovarien bis zur völligen Reife der Eier weiter. Es wurde an den ausgeschnittenen Ovarien des Helodrilus durch die Untersuchung festgestellt, dass im Tier selbst von den eigenen Eierstöcken nichts zurückgeblieben war.

Die Begattung erfolgte ohne Hindernisse zwischen zwei operierten Tieren und lieferte Bastarde, die schon an jungen Tieren in der Form der Kopflappen und der Farbe des Leibes an die Eigenschaften der artfremden Ovarien erinnerten.

Wie *Harms* auch selbst angibt, würden diese Versuche zugleich eine Entscheidung über den Anteil des elterlichen Leibes an der Vererbung bringen, wenn es gelänge, neben den Ovarien auch die Hoden so zu transplantieren, dass die Samenfäden auch nach aussen entleert werden könnten.

Bis jetzt ist durch den Versuch allerdings bewiesen, dass die artfremden Ovarien in einem neuen Leibe die Eigenschaften ihrer Art vererben. Sonst hätte es nicht zur Bastardbildung kommen können. Wieweit bei der Vererbung der elterliche Leib neben den Geschlechtsstoffen beteiligt ist, kann am eingeschlechtlichen Tier durch Übertragung von Ovarien, beim Zwitter nur durch Übertragung beider Keimdrüsen, der Eierstöcke und der Hoden zugleich gezeigt werden. Es müssten denn zwei Arten gefunden werden, die sich freiwillig begatten könnten, was aber bei Regenwürmern nicht erreichbar scheint.

5. Kapitel.

Die Pfropfungen.

Die Pfropfversuche bei Pflanzen sind gewiss älter als wir es nachzuweisen imstande sind. Die Gärtner und Obstzüchter wissen seit langem, dass zwischen Birn- und Apfelbaum nur ungünstige Resultate bei Pfropfungen zu gewinnen sind; das gepfropfte Birnreis dagegen gedeiht auf dem Quittenstamm gut. Man macht diese Erfahrung, obwohl Birne und Apfel zu derselben Gattung gehören, die Quitte dagegen von einer anderen Gattung ist. Bei gewissen Pflanzen durchwachsen sich sogar die Teile beider Pfropfbestandteile, wie die Chimärenbildung zeigt. Bei höheren Tieren gehen in den meisten Fällen selbst geringe Massen artfremden Gewebes bald nach der Einheilung wieder zugrunde und werden durch Zellen und ihre histologischen Bildungen des neuen Trägers ersetzt.

Ausführliches über Pflanzenpfropfungen findet sich bei *Vöchting*.

Seit *Darwin* ist die Frage nach dem Vorkommen von Pfropfbastarden bei den Pflanzen nicht zur Ruhe gekommen und zurzeit wohl auch noch nicht endgültig entschieden.

Nach *Darwin* haben an Cytisus Adami neben anderen *Strasburger*, an dem Crataegomespilus von Bronvaux u. a. *Noll* weitere Untersuchungen angestellt.

Es handelt sich dabei um die Entscheidung, ob die Mischung der Charaktere der beiden Erzeuger des Bastardes auf einer Verschmelzung beruhe, die an

beliebigen, nicht als Geschlechtszellen zu erkennenden und an der Pfropfstelle gelegenen Zellen wie ein Befruchtungsvorgang sich vollzieht, oder ob die Mischung der Charaktere nur einem einfachen Nebeneinander unvereinigter Zellen der beiden Pfropfbestandteile zu verdanken sei.

Die Botaniker nennen Pfröpflinge der ersten Art Pfropfbastarde, die der zweiten Chimären. *E. Baur* führte den Begriff der Periklinalchimären ein.

Strasburger fand in keinem der bekannten Pfropfbastarde an der Pfropfstelle die Zeichen von Zellen- oder Kernverschmelzung. Dabei ist jedoch nicht ausser acht zu lassen, dass, wie *Miehe* nachgewiesen hat, im Pflanzenleib Überwanderungen von Zellenbestandteilen und auch Kernen von einer Zelle in die andere vorkommen können.

Diese Ansicht über die Chimärennatur von Pfropfungen teilte *H. Winkler* anfangs nicht.

Solanum tubingense, eine Pfropfung von Solanum lycopersicum auf Solanum nigrum, war nach ihm ein echter Pfropfbastard, da sexuelle Bastarde trotz vieler Versuche nicht bekannt geworden sind.

Schnitt *Winkler* von Solan. tubing. die Stengelspitze und sämtliche Knospen ab, so wurden von 23 Adventivknospen 15 wieder normales Solanum nigrum. Ein Rückschlag zur Tomate erfolgte nie. Wie bei Cytisus Adami trat einmal eine gemischte Blüte auf. Aus den gemischten Blüten und den Rückschlägen zog *Winkler* den Schluss, dass sowohl Cytisus Adami wie Solanum tubingense und Crataegomespilus echte Pfropfbastarde seien. In neuester Zeit erklärt er die Bastarde für Periklinalchimären.

Joest und nach ihm andere brachten bei Regenwürmern je nach den benutzten Arten entweder dauernde oder wieder bald gelöste Vereinigungen durch Propfung zuwege. Homoplastische Vereinigung von Lumbricus rubellus wurde 22 Monate lang, heteroplastische von Lumbricus rubellus und Allolobophora terrestris ungefähr 9 Monate lang beobachtet.

Für beide Arten der Pfropfung gilt das nämliche. Zuerst ist die Reizleitung an der Nahtstelle unterbrochen; nach 9—15 Tagen ist sie wieder hergestellt. Die wichtige Beobachtung, dass bei schwacher Berührung des einen Körperendes nur das andere äusserste Körperende im Augenblick der Reizung mitzuckt, während das Mittelstück in Ruhe bleibt, diese Beobachtung spricht nicht allein dafür, dass ausser den Nerven der Bauchganglienkette noch lange Bahnen vorhanden sind, sondern dass diese Bahnen auch in der kurzen Zeit zweier Wochen regeneriert sein müssen. Es ist möglich, dass es sich hierbei nach der Vermutung *Friedländer*'s und *Joest*'s um die *Leydig*'schen Fasern handelt. Eine Vereinigung der dorsalen Blutgefässe tritt schon nach 3, spätestens nach 10 Tagen ein; das Darmlumen kann schon nach 4—10 Tagen wieder durchgängig sein; die Hautnarbe ist nach einigen Monaten nur noch schwer aufzufinden.

Wurden bei den Pfropfungen die Geschlechtssegmente ausgeschaltet, so waren nach 10 Monaten noch keine Geschlechtsorgane neugebildet; ebenso wie in den Versuchen *Hescheler*'s nach Entfernung von 15 Kopfsegmenten, die im 9.—15. Segment die Generationsorgane enthalten, nur vier neue Kopfsegmente ohne Geschlechtsapparat regeneriert wurden. Die Versuche *Joest*'s sind

jedoch nicht einwandfrei, weil es ihm nicht gelang, die Tiere zur Nahrungsaufnahme zu bringen.

Die Pfropfungen sowie die Transplantationen heteroplastischer Art folgen keinem allgemeinen Gesetz. Während *Trembley*, *Wetzel* u. a. keine dauernde Vereinigung zwischen zwei Arten von Polypenstücken erzielten, hat *Born* art- und gattungfremde Pfropfungen bei Batrachierlarven mit Erfolg ausgeführt. *Harrison* hat sogar Vorderkörper und Hinterkörper zweier artfremder Batrachierlarven zu einem Körper vereinigt und daraus ein Tier erhalten, das in jedem Komponenten auch nach der Metamorphose die äusseren Zeichen seiner Art beibehalten hatte.



Fig. 59.

Ein im Anfang April aus zwei Individuen verschiedener Species von Froschlarven zusammengesetztes Tier. Kopf mit Kiemengegend Rana virescens, Rumpf und Gliedmaassen Rana palustris. Das Tier lebte 143 Tage nach der Operation und 17 Tage nach der Metamorphose. $2^1/_3$ mal vergr.

Nach *R. G. Harrison*, Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7, Tafel 11, Fig. 25, 1898.



Fig. 60.

Junges Tier von Rana palustris. $^4/_3$ mal vergr.

Nach *R. G. Harrison*, Ebenda, Fig. 26.

Der Ausgang dieser heteroplastischen Pfropfung war somit ein günstiger. Das ist aber keineswegs immer der Fall. Die Transfusion verschiedenartigen Blutes schädigt sogar den Organismus. Das fremde Blut bringt die Blutkörperchen zum Zerfall, so dass bei reichlichen Mengen des übertragenen Blutes der neue Träger mit dem Tode bedroht ist.

Die Pfropfung von Teilen verschiedener Individuen einer Hydroidpolypenkolonie bringt keine gegenseitige Beeinflussung zuwege. Verheilte *Peebles* einen Fress- und einen Wehrpolypen von Hydractinium und schnitt den einen nahe der Vereinigungsstelle ab, so regenerierte sich der kleine Rest zu einem ganzen Polypen seiner Art und wurde von dem grösseren Stück in keiner Weise beeinflusst.

Neben den bisher erwähnten Pfropfungen hat man mit Erfolg derartige Versuche an Protozoen, Echinodermen (*Przibram*), Planarien (***Morgan***), an Würmern (*E. Joest*), an Insectenlarven (*H. E. Crampton*), an Ascidien (*Giard*), an Eiern und Embryonen von Metazoen ausgeführt.

Bei Protozoen haben *Hatschek, P. Jensen* und *Verworn* auto- und homoplastische Vereinigungen von Teilstücken gemacht und *Prowazek* auch heteroplastische versucht.

6. Kapitel.

Die Parabiose.

Bei den Tieren haben als die ersten *Trembley*, *Born* und *Sauerbruch* Versuche angestellt, ganze, nur an den zur Verheilung kommenden Flächen verwundete Individuen miteinander zu verbinden. *Trembley* vereinigte Polypen, *Born* sehr junge Kaulquappen und *Sauerbruch* jüngere Säugetiere. Während die Heilung der Polypen und Kaulquappen in den jungen Stadien durch einfaches Aneinanderpressen der beiden Komponenten möglich ist, müssen die angefrischten Wundränder der Säugetiere durch die Naht vereinigt werden. Die Vereinigung zweier Säugetiere hat den Begriff der Parabiose geschaffen. In den vielfach abgeänderten Experimenten *Born*'s kommen auch schon Parabiosen vor, deren wesentlichster Charakter darin besteht, dass zwei Individuen etwa nach der Art der siamesischen Zwillinge vereinigt werden und bleiben, ohne ihre Individualität aufzugeben. Da aber durch die Vereinigung die Blutgefässe und sicher auch die Nerven beider Tiere an den Narbenstellen von dem einen Tier in das andere übergehen, so ist von einer planmässigen Ausnutzung der Parabiose noch mancher Aufschluss über Fragen der inneren Secretion zu erwarten.

G. Born hat über seine ersten Versuche im Jahre 1894 berichtet und schon damals Teile derselben Larvenspecies sowie auch nahe verwandter Arten und selbst von Triton und Rana zur Vereinigung gebracht. In demselben Aufsatz teilt er mit, dass es gelungen sei, wie *R. Heidenhain* versicherte, neugeborene Ratten durch Vernähen ihrer Haut zur Verwachsung zu bringen. Damit sind die ersten Angaben über Pfropfung von Wirbeltieren und die Parabiose gemacht worden.

Cristea und *Denk* haben die Frage geprüft, wie sich durch Naht vereinigte Individuen mit Bezug auf ihren Kreislauf verhalten.

Wurde einem von zwei parabiotisch vereinigten Kaninchen Hirudin in eine Vene injiziert, so erlitt dadurch das andere keine Aufhebung seiner Blutgerinnungsfähigkeit. Danach wären keine Blutgefässanastomosen nach 10 bis 12 Tagen vorhanden, so dass ein Übergang von Substanzen durch den Kreislauf von einem in das andere Tier ausgeschlossen sein würde.

Mir scheint, dass trotz des Ergebnisses verneinender Art die Versuche fortgesetzt werden müssen, da die Gefässverbindungen nach 10—12 Tagen nicht von der Art sein können, als sie sich unter günstigen Bedingungen später herstellen können oder herstellen lassen [1]).

Literatur zu Kapitel 5 und 6.

Baur, E., Ber. d. d. botan. Ges. 27, 603, 1909. Ausgegeben 1910.
Born, G., Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterländ. Kultur 1894. Verh. d. anat. Ges. zu Basel 1895. Arch. f. Entw.-Mech. 4, 1897.
Bütschli, Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, I. Abt., 1880—1882, pag. 153.
Cristea, G. M., und *Denk, W.*, Medizin. Klinik Nr. 4, 1910.
Darwin, Ch., The effects of cross- and self-fertilization in the vegetable kingdom.
Harms, W., Zool. Anz. 36, 145, 1910.
Harrison, R. G., Arch. f. Entw.-Mech. 7, 430, 1898.
Jensen, P., *Pflueger*'s Arch. 72, 1896.
Joest, E., Arch. f. Entw.-Mech. 5, 1897.
Manetta, P., et *Amantea, G.*, Arch. ital. de Biologie 53, 432, 1910.
Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden 1865 u. 1869.
Morpurgo, B., Münch. med. Wochenschr., 24. November 1908.
Noll, Fr., Sitzber. d. niederrhein. Ges. Abt. A. 1905 und 1907.
Prowazek, S., Biol. Centralbl. 21, 1901.
Sauerbruch und *Heyde*, Münch. med. Wochenschr., 28. Januar 1908.
Strasburger, E., Ber. d. d. bot. Ges. 27, 511, 1909.
Trembley, A., Mémoires, Leide 1774.
Verworn, M., Zeitschr. f. w. Zool. 46, 1888. Psychophys. Protistenstudien, Jena 1890.
Wetzel, G., Arch. f. micr. Anat. 45, 1895; 52, 1898.
Whitney, D. D., Biological Bull. 14, 291, 1907.
Winkler, H., Berichte d. d. bot. Ges. 25, 568, 1907 und 26a, 595, 1908. Zeitschr. f. Botanik 1, 315, 1909.

7. Kapitel.

Die Symbiose.

Eine Symbiose, die durch die Generationen hindurch sich vererbt, zu beseitigen, ist durch ein einfaches Experiment *D. D. Whitney* gelungen. Die in dem Entoderm der Hydra viridis lebenden grünen Algen, die sich durch Einwanderung in das wachsende Ei von einem Geschlecht auf das kommende vererben, können durch Einlegen in 5%ige Glycerinlösung für mindestens 14 Tage bei 20° C aus dem Hydraleib entfernt werden. Die Algen sterben ab; die Hydren werden weiss und für mehr als zwei Monate am Leben gehalten, ohne wieder grün zu werden; während dieser Zeit gefüttert, knospten sie ebenso stark wie normale grüne Polypen.

[1]) Nach Abschluss des Manuskriptes veröffentlichen *G. Amantea* und *P. Manetta* eine Versuchsreihe an weissen Ratten, die parabiotisch vereinigt waren. Schon nach wenigen Tagen gingen subcutan der einen Ratte injizierte Salze, wie Jodkalium, in den Harn der anderen über. Die weitere Prüfung der Frage ist also, wie es den Anschein hat, nicht ganz aussichtslos.

Soweit wir wissen, sind bis jetzt dies die einzigen Versuche zur Erzielung oder Aufhebung einer symbiotischen Gemeinschaft, wenn man nicht die Vertreibung eines Einsiedlerkrebses aus der Schneckenschale hierherrechnen will.

Literatur.

Whitney, D. D., Biol. Bull. Woods Holl. 13, 291, 1907.

---

8. Kapitel.

Über die Entstehung von Doppel- und Mehrfachbildungen.

Die Entstehung von Doppel- und Mehrfachbildung kann sich auf ganze Organismen oder einzelne Teile derselben beziehen.

Nach den Versuchen von *Němec* kann man an Pflanzen durch Längsspaltung von Wurzeln Doppel- und Mehrfachbildung derselben erzielen. Das ist aber nur ein einzelner Fall der weitgehenden Teilbarkeit im Pflanzenreich, auf deren Besprechung S. 2 verwiesen sei.

Ebenso ist im Tierreich eine Doppel- und Mehrfachbildung an Eiern in den ersten Furchungsstadien nachgewiesen.

Die Teilstücke können isoliert bleiben und Zwerge entwickeln oder ganz oder teilweise wieder sich vereinigen, woraus dann die bekannten Doppelmissbildungen entstehen.

Durch Spaltung hat schon *Trembley* Hydren mit mehreren Köpfen erzeugt und auch gespaltene Polypen wieder zur Vereinigung gebracht.

Die Figur 9, s. S. 9 aus *Trembley*'s vierter Abhandlung (vergl. dort S. 246), stellt einen Polypen mit sieben Köpfen dar, die durch einanderfolgende mehrfache Spaltung entstanden sind.

In den meisten hierhergehörigen Besprechungen findet man zurzeit noch die Angabe, dass die Tentakel der Polypen durch Spaltung verdoppelt werden können. Nach den Beobachtungen *Wetzel*'s und *M. Nussbaum*'s sind solche gegabelte Tentakel aber nicht durch Spaltung, sondern durch Verwachsung entstanden; ihre Zahl ist demgemäss nicht vermehrt, sondern vermindert. Die Erscheinung tritt bei hungernden Polypen auf. Soll die Zahl bei gut genährten Tieren sich vermehren, so wachsen die neuen Tentakel am Mundrande aus jungen Anlagen aus, die sich dann strecken und länger werden.

Tornier hat Doppel- und Drillingsbildungen an den Gliedmaassen von Käfern, *Korschelt* Mehrfachbildungen nach Verletzungen am Vorder- und Hinterende von Regenwürmern beschrieben; *van Duyne*, *Morgan*, *Voigt* u. a. stellten Versuche mit gleichem Erfolg an Planarien an. *C. Müller* hat bei Tubifex rivulorum durch geeignete Änderung der Lebensbedingungen ein Regenerat, das sich abzustossen drohte, erhalten und dadurch erneute in Dreifachbildung ausgehende Regeneration erzeugt.

J. Loeb behandelte für kurze Zeit Seeigeleier mit einer Lösung, in der eins oder mehrere der drei Metalle Na, Ca und K fehlte und erzielte dadurch

Zwillingsbildung, wie *Herbst* schon 8 Jahre zuvor in Ca-freiem Seewasser die Furchungszellen des Seeigeleies zur Trennung brachte. *Driesch* hat an Eiern auch Zwillingsbildung gesehen, wenn auf 70 Teile Seewasser 30 Teile Süsswasser zugesetzt wurden.

Mit der Verdoppelung von Gliedmaassen auf experimentellem Wege hat sich namentlich *G. Tornier* eingehend beschäftigt, nachdem *Barfurth* schon 1894 die ersten hierhergehörigen Experimente veröffentlicht hatte.

Bei Eidechsen sind schon von *Aristoteles* und *Plinius* die Regeneration der Schwanzwirbelsäule beschrieben worden, *Fraisse* gab zur Illustration seiner experimentell gewonnenen Ergebnisse über die Regeneration des Eidechsenschwanzes eine wertvolle Figur der Innervationsverhältnisse, wie dies S. 127 des näheren beschrieben wird.

Den wahren Grund der Verdoppelungen des Eidechsenschwanzes hat nach eigenen Beobachtungen *Glückselig* aufgefunden und wie *Leydig* in den „Arten der Saurier“ S. 66 zitiert, mit Recht, wie wir heute wissen, auf eine mehrfache Verwundung schon 1863 zurückgeführt.

Auch Durchschnürung von Anlagen einer Extremität kann, wie *Tornier* gezeigt hat, zur Doppelbildung den Anlass geben.

Im Auge einer Tritonlarve sind von *Fischel* zwei Linsen beschrieben worden.

Zusammenfassend wird man sagen können, dass die Entstehungsursachen von Doppel- und Mehrfachbildung verschiedener Art sein können. Sie werden bei Embryonen bedingt durch Teilung der Anlagen, die darauf wieder teilweise oder ganz verwachsen; bei erwachsenen Individuen hinreichend regenerationsfähiger Arten bestimmt die Art der Verletzung die Entstehung eines einfachen oder mehrfachen Regenerats, wie dies *Glückselig* zuerst erkannt hat. Unebene oder mehrfache Wunden geben zur Mehrfachbildung den Anlass.

Literatur.

Aristoteles, Historia de animalibus.
Barfurth, D., Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1894; 9, 1899. Verhandl. der anat. Ges. 1899.
Bertacchini, P., Intern. Monatsschr. 16, 1899; 17, 1900.
Bethe, A., Arch. f. Entw.-Mech. 3, 1896.
Byrnes, E. F., Arch. f. Entw.-Mech. 21, 1906.
Dareste, C., Recherches sur la production artificielle des monstruosités. Paris 1877.
Driesch, H., Arch. f. Entw.-Mech. 21, 756, 1906.
Duyne, J. van, *Pflueger*'s Arch. 64, 1896.
Fischel, A., Anat. Hefte 15, 1900. Arch. f. Entw.-Mech. 15, 1902.
Glückselig, Verhandl. d. zool.-botan. Vereins Wien, 1863.
Herbst, C., Arch. f. Entw.-Mech. 9, 424, 1900.
Korschelt, E., Zool. Jahrb. Suppl. 7, 1904. Regeneration u. Transplantation, Jena 1907, pag. 131.
Loeb, J., *Pflueger*'s Arch. 55 u. 59, 1894. Arch. f. Entw.-Mech. 1, 1895; 27, 119, 1909.
Morgan, T. H., Regeneration, deutsche Übers. Leipzig 1907.
Müller, C., Siehe *Korschelt*, Regeneration, pag. 132.
Němec, B., Studien über Regeneration. Berlin 1905.
Nussbaum, M., *Pflueger*'s Arch. 130, 600, 1909.
Plinius Secundus, Natur. Historiae Liber IX, § 46, pag. 156, Vol. 2. Biponti 1783.
Schultze, O., Arch. f. Entw. Mech. 1, 1894.

Spemann, H., Sitzber. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1900 u. Zool. Jahrb. Suppl. 429, 1903.
Strassmann, P, Berl. klin. Wochenschr. 41. Jahrg., Nr. 52, 1904.
Tornier, G., Arch. f. Entw.-Mech. 3, 1896; 9, 1899; 20, 1906. Verhandl. des 5. intern. zool. Congr., Berlin 1901.
Tonkoff, W., Sitzber. d. Berl. Akad. S. 794, 1900. Trav. de la Soc. imp. des Naturalistes de St. Petersbourg 1904.
Trembley, A., Mémoires etc. IV, 246, Leyden 1744.
Voigt, W., Sitzber. d. niederrhein. Ges. Bonn 1899.
Wendelstadt, H., Arch. f. micr. Anat. 57, 799, 1901.
Wetzel, G., Inaug.-Dissert. d. med. Fak. Berlin, 1896. Arch. f. micr. Anat. 45, 281, 1895.

9. Kapitel.

Experimentell erzeugter Zwergen- und Riesenwuchs.

Experimentell ist Zwergenwuchs durch Trennung der ersten Furchungszellen oder durch künstliche Teilung des Eies erzeugt worden. Die Teilstücke oder die isolierten Zellen entwickelten sich in günstigen Fällen zu Embryonen, die in der Grösse gegen normal entwickelte zurückblieben.

Durch Hunger oder Raummangel kann ebenfalls ein Zwergenwuchs erzielt werden; oder es kommt wie bei dem schwarzen Molch dazu, dass einer Frucht die übrigen zur Nahrung dienen. Das sind aber Änderungen in der Grösse und Reife zu einer bestimmten Zeit der Entwickelung, die unabhängig vom Ausgangsmaterial auftreten. Gelingt es, ein Ei nach der zweiten Furchung in vier Zellen zu trennen, so können unter günstigen Bedingungen vier Embryonen daraus entstehen. Von den vier ist natürlich jeder einzelne kleiner als ein Ganzeiembryo. Es ist aber bei der Entwickelung im Uterus nicht nötig, dass ein einziges Ei bei einer Mehrling-Schwangerschaft den Ausgang bilde. Zwillinge, Drillinge und Vierlinge werden beim Menschen, dessen Uterus normal auf eine Frucht eingerichtet ist, wegen der Raumbeschränkung und der erschwerten Ernährung stets kleiner sein als ein einziger wohlgenährter Embryo. *Gerlach* hat Zwergbildung durch Sauerstoffmangel, *Dareste* durch Temperatursteigerung beim Hühnerei erzielt.

Aber ebenso wie die Verringerung der embryonalen Substanz im abgelegten Ei zur Verkleinerung des entstehenden Leibes führt, so kann durch Vermehrung der aktiven Eisubstanz eine Riesenbildung erzeugt werden.

Es ist freilich etwas anderes, ob die Riesenbildung auf die besprochene Weise entsteht, oder etwa krankhaft in Form der Acromegalie oder als Erzeugnis einer künstlich verlängerten Tragzeit. Mit diesen Erscheinungen hat der Arzt zu tun; sie sind ihm geläufig.

Durch äussere Einflüsse hat *Kammerer* die Entwickelungsdauer bei Alytes obstetricans abzukürzen vermocht. Er brachte Eier dieser Kröte im Wasser zur Entwickelung, während sie für gewöhnlich in den Eischnüren, welche sich das Männchen um die Beine wickelt, ausgebrütet werden. Im

Wasser verliessen die Embryonen die Eischale in einem relativ niederen Entwickelungsstadium. Sie hatten nur äussere Kiemen, während die normal auf dem Lande ausgebrüteten Larven schon innere Kiemen tragen und mit den Hornzähnen die Schale zernagen, um sich zu befreien. Dabei spielt in auffallender Weise die funktionelle Anpassung eine grosse Rolle. Denn die ins Wasser abgesetzten Eier lassen ihre Gallerthülle selbstverständlich stark aufquellen. Die jungen Larven können die Schale schon zu einer Zeit durchbrechen, wenn sie klein von Gestalt und erst im Besitze äusserer Kiemen sind. Damit die ausserhalb des Wassers entwickelten Jungen die eingetrocknete Eischale durchbrechen können, werden sie von dem ihnen mitgegebenen Dottermaterial so lange ernährt, bis sie, im Besitz von Hornzähnen, imstande sind, die erhärtete Schale anzunagen. Diese Larven sind grösser als die künstlich im Wasser gezüchteten.

Die Entwickelung der im Wasser ausgebrüteten Eier braucht bis zur vollen Metamorphose nur 3 bis 4 Monate, auf dem Lande dagegen ungefähr 15 Monate.

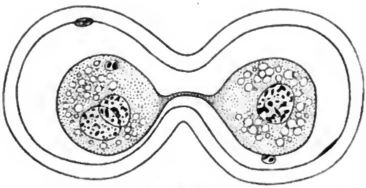


Fig. 61.

Verschmelzung zweier Eier von Ascaris megalocephala unter dem Einfluss der Kälte. In den vereinigten Schalen liegen zwei durch einen feinen Fortsatz verbundene Eier; im linken sind die Pronuclei getrennt; im rechten verschmolzen. Es sind zwei erste und zwei zweite Richtungskörper vorhanden.

Nach *Zur Strassen*, Arch. f. Entw.-Mech. 7, Tafel 16, Fig. 1.

Auf die Eier wirken Feuchtigkeit, Helligkeit und höhere Temperatur entwickelungsbeschleunigend. Bei höherer Temperatur und trockener Umgebung gelingt es, die Embryonen bis zu vorgeschritteneren Entwickelungsstadien im Ei zurückzuhalten.

Es ist bekannt und wird von *E. Pflueger* nach eigenen Beobachtungen besonders betont, dass die Entwickelung in einem und demselben Gelege eines Batrachiers ungemein verschieden an den einzelnen Larven abläuft. So metamorphosierten sich Larven aus demselben im Anfang April befruchteten Laichklumpen von Rana fusca so verschieden, dass ein Teil schon Anfang Juni metamorphosiert war, ein anderer erst Anfang August.

Ebenso ist um dieselbe Zeit die Grösse der Larven verschieden.

E. Pflueger machte nun die wichtige Beobachtung, dass bei Pelobates fuscus nur die grossen Larven überwintern können, die kleinen aber zugrunde gehen. Die Beschleunigung des Wachstums dient also zur Erhaltung der Art und zur Abwehr gegen ungünstige Lebensbedingungen.

Riesenbildung aus verschmolzenen Eiern hat *Zur Strassen* bei Ascaris megalocephala beobachtet und genauer verfolgt, nachdem *Sala* die merkwürdige

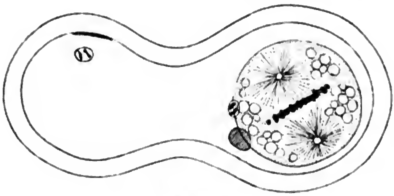


Fig. 62.

Doppelei mit acht Chromosomen an einer Spindel. Zwei zu einem Riesenei verschmolzene Eier von Ascaris megalocephala.

Nach *Zur Strassen*, Arch. f. Entw.-Mech. 7, Tafel 16, Fig. 11.

Erscheinung kennen gelehrt hatte, dass die Schalen der Ascarideneier in der Kälte erweichen, und die Eier miteinander verschmelzen.

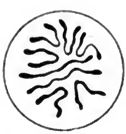


Fig. 63.

Die Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel eines Riesen-Verschmelzungs-Eies von Ascaris megalocephala mit acht Chromosomen in der Polansicht.

Nach *Zur Strassen*, Arch. f. Ent.-Mech. 7, Tafel 16, Fig. 11a.

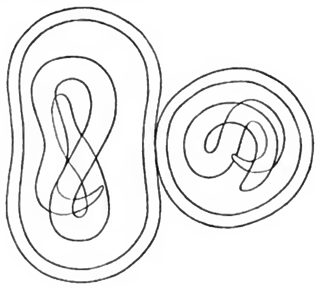


Fig. 64.

Ascaris megalocephala. Links in der Figur vollentwickelter Riesen- und rechts normaler Embryo.

Nach *Zur Strassen*, Arch. f. Entw.-Mech. 7, 671, 1896, Textfig. 9.

Der Ablauf der Erscheinungen ist nun der, dass zwei befruchtete Eier nach Erweichung der im Uterus dicht gedrängt liegenden Schalen eine sanduhrförmige Eihöhle annehmen (s. Fig. 61). Es muss dabei vorher selbstverständlich entweder eine Dotterhaut an jedem Ei gefehlt haben, oder diese Dotterhaut musste, wenn sie bestanden hatte, wieder einschmelzen.

Da die zweiten Richtungskörper je zwei Chromosomen enthalten (s. Fig. 62), so müssen die Eier einer Ascaris megalocephala bivalens angehören; das be-

fruchtete Ei könnte daher nur vier Chromosomen führen. Da man acht zählt (s. Fig. 63), da die Grösse des Rieseneies gegen die Norm verdoppelt und die eine Schalenhälfte bis auf die Richtungskörper leer ist, so kann dieses Riesenei nur durch Verschmelzung zweier Eier entstanden sein. Dementsprechend ist auch der fertige Wurmembryo doppelt so gross als in einem normalen Ei, wie ein Vergleich zwischen den beiden nebeneinander gestellten Eiern und den darin enthaltenen Wurmembryonen der Figur 64 ergibt.

Dass getrennte Blastomeren sich wieder vereinigen können und so völlig miteinander verschmelzen, hat *M. Nussbaum* vom lebenden Ei der Ascaris nigrovenosa 1902 beschrieben. Es würde dieser Vorgang somit unter gewissen äusseren Bedingungen im Zellenleben häufiger vorkommen; wenn er auch bei der Eiverschmelzung sicher von dem grössten Ausschlag in der Formgestaltung begleitet ist.



Fig. 66.



Fig. 65.



Fig. 67.



Fig. 68.



Fig. 69.

Zeitschr. f. Immunitätsforschung. I. Teil, Bd. V, Tafel I.

Von *Simroth* ist für Schnecken auf Riesen- und Zwergenwuchs aufmerksam gemacht worden; wenn auch bis jetzt keine experimentelle Erzeugung bei dieser Tierklasse versucht wurde.

Dagegen haben *Metschnikoff* an Medusen, *Driesch*, *Herbst* und *Morgan* bei Echinidenkeimen Verschmelzungen gesehen.

Neuerdings hat *Driesch* gezeigt, dass verschmolzene Blastulae von Sphaerechinus und Echinus sowohl wahre einheitliche Riesen als Zwillingsbildungen in verschiedener Abstufung liefern können. Die Riesen haben im Gegensatz zu den aus der Verschmelzung von Eiern vor der Furchung entstandenen, wie sie *Zur Strassen* beschrieb, die doppelte Zahl normal grosser Zellen. Über das Chromatin dieser Zellen liegen bis jetzt keine Angaben vor.

Branchipus stagnalis wird bei der Übertragung in Salzwasser zu der weit kleineren Artemia salina umgewandelt.

Nagana-Trypanosomen hat *H. Wendelstadt* bei der Rückimpfung auf Kaltblüter sich verkleinern und bei der Rückimpfung auf Warmblüter über das

normale Maass beim warmblütigen Ausgangstier sich vergrössern sehen. Erst allmählich werden sie auf die gewöhnliche Grösse zurückgebildet.

Von den beigegebenen Figuren nach Präparaten von *Wendelstadt* und *Fellmer* stellt Figur 65 ein normales Nagana-Trypanosoma dar; Figur 66 ein am achten Tage nach der Übertragung auf eine Ringelnatter konserviertes, Figur 67 ein am fünften Tage nach der Übertragung auf eine Schildkröte abgetötetes Trypanosoma dar. Die beiden letzten Parasiten sind kleiner als das in Figur 65 vom Warmblüter stammende. In Figur 68 ist ein Trypanosoma abgebildet, das aus einer Ratte, also einem Warmblüter, stammt und auf ihn aus einem Waldlaufkäfer, also einem Kaltblüter, zurückgeimpft war. Das Exemplar ist grösser als das der Figur 65. Figur 69 illustriert die Grössenzunahme des Trypanosoma nach Rückimpfung von der Natter (vergl. Fig. 66) auf die Ratte.

Demgemäss gibt es sowohl für den Riesen- als für den Zwergenwuchs verschiedene Ursachen. Auch die Nahrung ist dabei von Einfluss, da durch den Hunger viele Tiere kleiner werden. Der Riesenwuchs nach Erkrankung der Hypophysis cerebri ist in seiner Ätiologie noch nicht aufgeklärt. Nach den Berichten der Chirurgen geht der Acromegalie genannte Riesenwuchs zurück, wenn die erkrankte Drüse entfernt wird. Nach den Experimenten von *H. Cushing* tötet jedoch die völlige Entfernung des Vorderlappens die Versuchstiere, während die teilweise Abtragung dieses Lappens das Körperwachstum, den Stoffwechsel, die Geschlechtsfunktionen und die Wirkung aller Drüsen ohne Ausführungsgang schädigt. Der Verlust des Hinterlappens hat keine nennenswerten Störungen im Gefolge.

Eine Behandlung des Riesen- und Zwergenwuchses, wie er im Gefolge von Geschlechtsverschiedenheiten auftritt, gehört nicht hierher; ebensowenig die pflanzlichen Zwergenbildungen, namentlich der Japaner, deren Zucht offenbar als Geheimnis behandelt wird.

Literatur.

Cushing, H., Journ. Americ. med. assoc. 53, 249, 1909.
Dareste, C., Compt. rend. 60, 1214, 1865.
Driesch, H., Mitt. Zoolog. Station Neapel 11, 238, 1893. Arch. f. Entw.-Mech. 10, 411, 1900; 17, 48, 1903; 30 (I. T.), 9, 1910.
Exner, A., Grenzgebiete der Med. u. Chir. 20, Heft 4, 1909.
Gerlach, L., und *Koch, H.*, Biolog. Centralbl. 2, 682.
Janssens, F. A., La Cellule, T. 21, pag. 247—294.
Nussbaum, M., Arch. f. micr. Anat. 59, 653, 1902.
Pflueger, E., *Pflueger*'s Arch. 31, 134, 1883.
Sala, L., Ber. der Berliner Akad. 1893. Arch. f. micr. Anat. 44, 422, 1895.
Simroth, H., Bericht d. naturf. Ges. Leipzig 1895.
Strassen, O. zur, Arch. f. Entw.-Mech. 3, 131, 1896 und 7, 642, 1898.
Wendelstadt, H., Zeitschr. f. Immunitätsforschung, I. T., Bd. 5, 1910.

10. Kapitel.

Die künstliche Parthenogenese.

Die Frage nach der willkürlichen Hervorrufung einer Entwickelung ohne Befruchtung gliedert sich nach den Möglichkeiten der geringen oder weitgehenden bis normalen Lebensfähigkeit der zur Furchung angeregten Eier.

Die ältesten, mir bekannt gewordenen Angaben (vergl. *M. Nussbaum*, Arch. f. micr. Anat. Bd. 53. 1898), gehen auf *M. Herold*[1]) zurück, der bei Bombyx mori auch unbefruchtete Eier sich bis zur Bildung des gefärbten Chorion entwickeln sah. *Boursier* hat sodann aus unbefruchteten Eiern des Seidenspinners, die im Sonnenschein gehalten wurden, Raupen gezogen; im Schatten trat keine Parthenogenese ein. Ebenso hat *Tichomirow* unter dem Einfluss der Wärme, chemischer und mechanischer Reize bei Bombyx mori Parthenogenese erzielt. *Platner* züchtete beim Schwammspinner aus unbefruchteten Wintereiern zahlreiche kräftige Raupen.

Von bleibender sachlicher, vorzüglich aber historischer Bedeutung werden die Beiträge zur Lehre von der Jungfernzeugung bleiben, die *von Siebold* in seiner Abhandlung: Wahre Parthenogenese bei Schmetterlingen und Bienen gegeben hat. Die wertvollsten Beiträge zur Hervorrufung künstlicher Parthenogenese bei Echinodermen und Würmern hat *J. Loeb* geliefert, der durch chemisch-physikalische Wirkungen unbefruchtete Eier zur vollen Entwickelung brachte.

Von besonderem Interesse müssen für den Biologen die Versuche *Kupelwieser's* sein. Ihm gelang es Echinodermeneier durch Sperma von Mytilus zur Entwickelung zu bringen. Es erfolgte auch hier die Furchung nicht nach voraufgegangener Befruchtung.

Von dem eingedrungenen Samenfaden löste sich nach der histologischen Analyse der mit dem Molluskensperma behandelten Strongylocentrotus- und Echinuseier das Mittelstück ab und lieferte Centrosom und Spindel der ersten Furchung; die Chromosomen stammten von den Eikernen. Jedenfalls ist durch diese Beobachtung und Darstellung keine endgültige Erforschung der parthenogenetischen Bastardierung geliefert worden. Wenn nämlich bei der Parthenogenese durch chemische Mittel die Teilung im Ei ausgelöst werden kann, so ist doch hierfür sicher nicht von aussen her das Material für Centrosom und Spindel eingedrungen. Es muss im Ei selbst vorhanden sein und es fragt sich, weshalb denn bei dem Eindringen eines Fremdkörpers, der jedenfalls die Teilung des jungfräulichen Eies anregt, die im Ei unter anderen Bedingungen sicher vorhandenen Bestandteile der mitotischen Teilungsfiguren bis auf die Chromosomen von dem fremdartigen Sperma ersetzt werden sollten.

Die Eier entwickelten Larven mit rein mütterlichen Eigenschaften.

---

[1]) Es ist selbstverständlich, dass durch diese Darstellung die Bedeutung des ersten Beispiels von natürlicher Pharthenogenese bei den Blattläusen von *Bonnet* (1762) nicht geschmälert wird. Hier handelt es sich um die Anfänge unserer Erkenntnis über die künstliche Parthenogenese.

E. Bataillon hatte schon vorher die Eier von Pelodytes punctatus und Bufo calamita mit Sperma von Triton alpestris befruchtet und bis zur Entwickelung von Stereoblastula gebracht. Der Samenfaden nahm an den Zellteilungen keinen Anteil.

Hingewiesen sei hier noch auf die Beiträge zum Parthenogeneseproblem, welche *O.* und *R. Hertwig*, *T. H. Morgan*, *C. Herbst*, *M. Nussbaum*, *Y. Delage*, *R. S. Lillie*, *Bullot*, *K. Kostanecki* geliefert haben.

Von anderer Bedeutung sind die Beobachtungen über Anläufe zu einer parthenogenetischen Entwickelung bei höheren Tieren. Hier stehen sich die Annahmen auf Grund direkter Beobachtung schroff einander gegenüber. *E. Pflueger*, *D. Barfurth* und in neuerer Zeit *R. Bonnet* leugnen jede Spur parthenogenetischer Entwickelung beim Frosch- und Hühnerei, während *A. Lécaillon* beim unbefruchteten Hühnerei mitotische Teilung beschreibt und *Kohlbrugge* ähnliche Angaben sogar für das menschliche Ei macht.

Die Parthenogenese ist für die Wirbeltiere von *Pflueger* nach seinen Versuchen am Froschei in Abrede gestellt worden.

Barfurth hat im Jahre 1895 am Hühnerei experimentiert und ist dabei zu der Anschauung gelangt, dass die parthenogenetische Furchung keine echte Zellteilung, sondern eine Segmentierung des Dotters sei. Die einzelnen dabei gebildeten Dotterschollen besitzen keine Kerne.

Ebenso ist *Bonnet* im Jahre 1900 gegen das Vorkommen echter Parthenogenese bei Wirbeltieren eingetreten.

Bataillon hat vor kurzem die unbefruchteten Eier von Rana fusca durch Anstechen mit Nadeln von 30—80 μ Durchmesser zur Entwickelung bringen können. Danach würde ein einfacher mechanischer Reiz, oder wie *Bataillon* sich ausdrückt, die Entfernung einer Flüssigkeit und die Veränderung des Gleichgewichtszustandes im Ei parthenogenetische Entwickelung auslösen können, und zwar bei einem Wirbeltier, bei dem bis jetzt stets eine voraufgegangene Befruchtung für das Auftreten der embryonalen Entwickelung nötig schien.

A. Dehorne fand die Zahl der Chromosomen in den Zellen dieser parthenogenetisch entstandenen Froschlarven auf die Hälfte, von 24 auf 12, reduziert.

Es gibt übrigens Batrachier, die nicht 24, wie *Dehorne* für alle annimmt, sondern nur 22 Chromosomen besitzen.

Nach *A. Lécaillon* soll das unbefruchtete Ei des Huhnes sich im Eileiter mitotisch teilen. Bei der Ablage ist dieser mitotische Prozess noch nicht beendet; er erstreckt sich nicht über den ganzen Hahnentritt; der Rest degeneriert; später gehen alle Zellen zugrunde.

Bei Pflanzen ist die Parthenogenese 1857 von *Braun* an Chara crinita entdeckt und von einer Reihe von Forschern, unter ihnen *Strasburger*, *Noll*, *Winkler*, studiert worden. *Klebs* erzielte Parthenosporen, wenn er die Desmidiacee Cosmarium im Beginn der Copulation in 5%ige Rohrzuckerlösung versetzte.

Literatur.

Barfurth, D., Arch. f. Entw.-Mech. 2, 303, 1895.
Barthélemy, Annales des sc. natur. 12, 311, 1859.
Bataillon, E., Compt. rend. 150, 996, 1910. Arch. f. Entw.-Mech. 28, 1910.
Bonnet, R., Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. 9, 820, 1900.
Boursier, Compt. rend. Paris 1847.
Dehorne, A., Compt. rend. 150, 1451, 1910.
Delage, Y., Arch. zool. exp. 9, 1901.
Herold, M., Untersuchungen über die Bildungsgeschichte der wirbellosen Tiere im Ei. Frankfurt 1838.
Hertwig, R., Festschrift für *Gegenbaur*, Leipzig 1896.
Klebs, G., Biolog. Centralbl. 9, 1889.
Kupelwieser, H., Arch. f. Entw.-Mech. 27, 434, 1909.
Lécaillon, A., Compt. rend. 148, 52, 1909.
Loeb, J., American Journal of physiology 3, 1899.
Noll, Fr., Sitzber. d. niederrh. Ges. Bonn 1902, A 149.
Pflueger, E., *Pflueger*'s Arch. 29, 40, 1882.
Platner, Biolog. Centralbl. 1890, pag. 424.
Siebold, von, Wahre Parthenogenese bei Schmetterlingen und Bienen, Leipzig 1856.
Strasburger, E., Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenese und Reduktionsteilung, Jena 1909.
Taschenberg, O., Abhandl. d. naturforsch. Ges. zu Halle 17, 367.

11. Kapitel.

Abhängigkeitsverhältnisse der Organe.

Bei den Untersuchungen über die Abhängigkeit der Organe wird nicht selten der Fehler einer einseitigen Verwertung von Resultaten begangen und dann entweder die eine oder die andere Ursache als die allein und ausschliesslich wirksame hingestellt. Das trifft jedoch keineswegs zu. Es ist nicht allein das Blut und nicht allein das Nervensystem, wodurch Abhängigkeitsverhältnisse geschaffen werden. Man braucht sich nur an die Wirkungen zu erinnern, welche ein angeborener oder erworbener Schiefhals erzeugt, an die eingreifenden Verunstaltungen des ganzen Schädels wie sie *A. Sticker* nach einer lang bestandenen Unterkieferverrenkung beschrieben hat, und man wird sich überzeugen, dass ganz einfache, mechanische Wirkungen die Beziehungen zwischen den Teilen unterhalten und abändern.

Die Fragestellung kann also keineswegs die sein: Setzt die unleugbar vorhandene, gegenseitige Abhängigkeit der Organe einen auschliesslichen nervösen Einfluss oder einen solchen chemischer Art voraus? Gelöst werden kann die Frage überhaupt nur durch die Analyse der einzelnen Fälle. Da wird sich denn zeigen, dass die gegenseitigen Beziehungen der Teile auf verschiedenartige Ursachen zurückzuführen sind.

Wie schon kurz angeführt, sind es gelegentlich augenfällige, mechanische Ursachen, die ihre Wirkungen von einer Angriffsstelle aus, namentlich im Skelet ausbreiten. Die kompensatorischen Verbiegungen der Wirbelsäule nach ent-

stellenden krankhaften Vorgängen in bestimmten Wirbeln ist ein weiteres Beispiel hierfür.

Für eine Reihe von sicher nachgewiesenen, die Form beherrschenden und verändernden Abhängigkeitsverhältnissen ist die Ursache in den Wirkungen der inneren Secretion gelegen.

Seit *Brown-Séquard* hat man die von den Säften der Organe auf andere Organe ausgeübten Wirkungen die Betätigung der „inneren Secretion" genannt. Es handelt sich dabei um chemische Stoffe, die in bestimmten Organen gebildet werden und auf ein Organ oder auf mehrere eine ganz specifische physiologische Wirkung erzielen oder morphologische Veränderungen erzeugen. Von *Starling* rührt die Bezeichnung „Hormon" für derartig wirkende Stoffe her, deren Reindarstellung erst in wenigen Fällen gelungen ist.

Es ist nicht zu verkennen, dass der Ausdruck „innere Secretion" nicht ohne weiteres verständlich ist. Im Hinblick auf die offenbar grossen Verdienste dessen, der ihn zuerst anwandte, wird man aus Gründen der historischen Gerechtigkeit ihn aber beibehalten.

Bei der folgenden Auseinandersetzung werden selbstverständlich die physiologischen Wirkungen der Hormone ausgeschaltet und nur die Formänderungen berücksichtigt. Es wird freilich in nicht zu später Zeit eine volle Vereinigung dieser heute noch zu trennenden Gebiete eintreten müssen, da in den letzten 50 Jahren mehr und mehr die innige Zusammengehörigkeit von Form und Funktion nachgewiesen wurde. Wo heute die auf einen deutlich sichtbaren Wechsel der Funktion folgenden Formveränderungen noch nicht erkannt wurden, wird ihr Nachweis durch verfeinerte Methoden beim Nachspüren der Veränderungen im Bau der Zellen gelingen.

Hier folgt die Analyse der bekannten Erscheinungen.

Die Geschlechtsdrüsen und die Brunstorgane.

Wie Seite 54 ausgeführt wurde, sind von *M. Nussbaum* Versuche über die Abhängigkeit der Brunstorgane des Frosches von den Keimdrüsen gemacht worden. Wurden Froschmännchen kastriert, so bildeten sich je nach der Jahreszeit die Vorderarmmuskeln, die Daumenschwielen und die Samenblasen zurück oder entwickelten sich nicht weiter. Ferner ergaben die Versuche desselben Autors und die von *Meyns*, dass durch Transplantation von Hodenstücken die Rückbildung der Brunstorgane aufgehalten oder ihre Ausbildung wieder in Gang gebracht werden konnte. Eine Entscheidung über die Art dieser augenfälligen Wirkung war durch derartige Versuche nicht zu erbringen, da in jedes transplantierte Organ sowohl Blutgefässe als Nerven hineinwachsen.

Nussbaum benutzte die für derartige Versuche vorteilhaften Hautlmyphsäcke der Frösche, um durch Auslaugen von Hodenstücken oder zerquetschter Hodensubstanz durch die Lymphe den Übertritt der vermuteten wirksamen Substanz zu ermöglichen. In seinen Versuchen an Kastraten trat auch bei dieser Anordnung eine deutliche Vergrösserung der Brunstorgane ein. Da die eingebrachten Stücke oder Trümmer von Hoden in den Lymphsäcken nicht anheilten, so war eine Wirkung auf dem Wege der Nervenbahnen ausgeschlossen. Der Ausschlag musste also durch eine chemische Substanz erfolgt sein, die von den Lymphsäcken resorbiert und in die Blutbahn gelangt war.

Die Transplantationsversuche, die Versuche Hodensubstanz ohne Verheilung in die Lymphsäcke einzubringen, waren im Prinzip nicht neu, wenn sie auch an einem geeigneten, leicht zugänglichen Objekt, das bis dahin nicht benutzt worden war, ältere Ergebnisse bestätigten und die daraus gezogenen Schlüsse von der chemischen Natur der beobachteten Wirkung begründeten. Neu dagegen war der Versuch zur Entscheidung der Frage, ob die freilich bis jetzt nicht rein dargestellte chemische Substanz der Hoden direkt auf die Zellen der Brunstorgane wirke, oder ob sie bestimmte Nervencentren reize und durch centrifugale Nerven diesen Reiz zu den Brunstorganen weiterleite. Das Wachstum der Brunstorgane würde in diesem Falle nicht direkt, sondern erst durch Vermittelung bestimmter nervöser Centren erfolgen.

Der Versuch bestand darin, zur Zeit, wenn die Daumenschwielen im Laufe des jährlichen Cyclus vom August an zu wachsen beginnen, einen ihrer Nerven zu durchschneiden. Dann wurde die zugehörige Daumenschwiele im Lauf von 4–5 Wochen verkleinert, während die der anderen Seite zu wachsen fortfuhr. Da neben den Nerven, welche zu Muskeln hinziehen auch ein reiner Hautnerv zu jeder Schwiele geht, so wurde bei Durchschneidungen dieses Nerven, des N. cutan. antebrachii et manus lat. nur die Drüsenatrophie gesehen, während bei Durchschneidung des N. ulnaris Drüsen und Muskeln schwanden, bei Durchschneidung des N. radialis nur Muskeln.

Daraus zog ich den Schluss, dass der auf die Brunstorgane wirkende Stoff in den Keimdrüsen bereitet werde, durch die Blutbahn auf bestimmte nervöse Centralorgane wirke und von hier aus durch centrifugale Nerven das Wachstum der Brunstorgane anrege.

Pflueger und *J. T. Cunningham* haben diese Deutung bekämpft.

Während aber *Pflueger* nur in der Erklärung der Wirkung soweit abweicht, dass er den wahren Vorgang in der direkten Abhängigkeit des Wachstums der Brunstorgane vom Hodensaft findet, haben andere angenommen, ich sei der Meinung, die Geschlechtsorgane wirkten auf die Brunstorgane durch das Nervensystem. Ich brauche nach dem Wortlaut meiner Abhandlungen kaum zu wiederholen, dass mir nichts ferner lag, als eine Erklärung der Vorgänge aufzugreifen, die ich endgültig widerlegt habe. Meine Versuche beweisen eindeutig, dass nicht die von Nerven der Keimdrüsen ausgehenden Reizungen, sondern eine freilich bis jetzt nicht isolierte Substanz der Keimdrüsen das Wachstum der Brunstorgane auslöse.

R. Meyns hat übrigens monatelang die Haut des Vorderarms bei einem geschlechtsreifen Männchen von Rana fusca zur Zeit der stärksten Entwickelung der Daumenschwielen (30. November bis zum 8. März) sehr oft verwundet. Trotz der starken Haut- und Wundreize ging die Daumenschwiele des Armes nicht zurück; sie war wie die an dem anderen, nicht gereizten Arm durchaus normal und der Jahreszeit entsprechend entwickelt.

Ich habe selbst beobachtet, dass bei Durchschneidungen der zu den Daumenschwielen ziehenden Nerven sich durch irgend einen Zufall ein Decubitus an der gesunden Hand entwickelte. Dabei war die Schwiele mit den durchschnittenen Nerven kleiner geworden. Die Schwiele des nicht operierten Armes war trotz der im Handteller aufgetretenen wunden Stelle normal entwickelt.

Diese Versuche sprechen nicht zugunsten der Annahme einer direkten Wirkung des Hodensecrets; sie erhärten meine Annahme von einer primären Wirkung auf das Centrum, von wo aus die Drüsen innerviert werden.

Die Vorstellung, welche dadurch eingeführt wurde, ist deshalb paradox, weil man bislang bei einer Wirkung von einem Organ auf das andere entweder eine einfach chemische oder eine absolut nervöse annahm. Entweder geht, so stellte man sich vor, die Wirkung durch die Blutbahn direkt auf das betreffende Organ, oder die sensiblen Nerven des einen Organes lösen im Centralorgan einen Reiz aus, der durch centrifugal gerichtete Nerven zu dem abhängigen Organ weitergeleitet wird.

Es ist aber, wie dies *W. Harms* gezeigt hat, leicht, durch Injektion zerkleinerter Hoden- oder Eierstocksubstanz die verschwundene Fähigkeit zu Klammerbewegungen bei kastrierten Froschmännchen wieder erscheinen zu lassen.

Die wirksame Substanz der Keimdrüsen kann in diesem Falle nur so gewirkt haben, dass sie die Reizbarkeit des Klammercentrums im Rückenmark erhöhte[1]) und die Hemmungswirkung des Gehirns herabsetzte. Wenn auch zur Auslösung der Klammerbewegung die sensiblen Nerven der Brust und Arme gereizt werden müssen, so ist doch in diesem Falle eine ausgesprochene Wirkung auf die Centralorgane dargetan.

Ähnliche Versuche hatte schon einige Jahre früher *Sonnenberg* mit dem Liquor folliculi von Kühen und Schweinen angestellt. Er sah nach Injektion von 0,8—1,5 ccm Eifollikelflüssigkeit innerhalb fünfzehn Minuten bei vier weiblichen und einem männlichen Kaninchen Brunsterscheinungen eintreten, die sich nach einer halben Stunde zur regulären Brunst steigerten. In diesen Fällen ist offenbar kein künstlich angebrachter sensibler Reiz nach der wirksamen Injektion hinzugekommen, um die Brunsterscheinungen auszulösen; es kann sich nur um Wirkungen handeln, die von einer stark erregten centralen Nervenstelle ausgingen.

Der von *Pflueger* gegen meinen Versuch erhobene Einwand, „dass die Lähmung der Empfindung in der Hand des Frosches die Entwickelung der Daumenschwiele unmöglich gemacht hat", lässt sich nicht widerlegen, da in jedem der durchschnittenen Nerven sensible Fasern enthalten sind. Man sollte aber glauben, dass, wenn die Drüsen direkt von der wirksamen Hodensubstanz zum Wachstum angeregt würden, dies auch ohne die Nerven müsste geschehen können.

Einen weit schwerer wiegenden Einwand hat vor kurzem *W. Harms* veröffentlicht. Er kommt nach seinen Versuchen vorläufig zu dem Resultat, dass die unbekannte chemische Hodensubstanz wohl als Reiz zu Umarmungsbewegungen diene, ein Wachstum der Daumenschwielen aber nicht anrege. *Harms* ist der Ansicht, dass erst weitere Versuche entscheiden müssten, wie sich die

---

1) Nach *Busquet* liegt beim erwachsenen männlichen Frosch im verlängerten Mark ein Copulationscentrum. Das zugehörige Hemmungscentrum fand sich im Kleinhirn.

Durchschneidung des Markes löst zu jeder Jahreszeit eine Umarmungsbewegung aus, wenn sie die geeignete Stelle trifft; ebenso erfolgt die Umarmungsbewegung nach Verletzung des Kleinhirns.

Das Copulationscentrum wirkt auch nach Entfernung der Hoden.

widersprechenden Angaben vereinigen lassen; er weist zugleich auf die verschiedene Versuchsanordnung hin und verwertet die Erfahrungen *Meyns*, um seine eigenen Beobachtungen mit den meinigen möglichst in Einklang zu bringen. Da ich die Veröffentlichung der *Harms*'schen Abhandlung selbst gewünscht habe, ehe die Frage endgültig gelöst war, so enthalte ich mich vorläufig eines weiteren Eingehens darauf, indem ich eine befriedigende Lösung von den weiteren Experimenten *Harms* erwarte.

Einige Zeit nach *Harms* hat *E. Steinach* seine neueren Versuche über die innersecretorische Funktion der Keimdrüsen veröffentlicht. Er fand gleich *Harms*, dass bei Kastraten regelmässig mit einer auch macroscopisch erkennbaren Vergrösserung der Daumenschwielen die Brunsterscheinungen im Winter wiederkehren; sie verschwinden vollkommen nach Ablauf der normalen Brunstperiode.

Im Gegensatz zu *Harms* betont *Steinach*, dass nach Hodeninjektionen die Vergrösserung der Daumenschwielen sich früher und auffallender bemerkbar machte als bei den nichtinjizierten, aber unter gleichen Bedingungen und Pflege lebenden Kontrollkastraten.

Es müssen somit, wie ich vor dem Erscheinen der *Steinach*'schen Mitteilungen oben niederschrieb, die ungleichen Versuchsbedingungen die verschiedenen Resultate von *Harms* und mir zustande gebracht haben. Ich will nicht verschweigen, dass die Verschiedenheit sicher vorhanden ist; ihr Grad und ihre Qualität sind aber bis jetzt nicht bekannt.

Steinach erhielt gleich *Harms* auch auf Injektion von Ovarialsubstanz und auch von artfremdem Hoden bei Kastraten das Wiedererscheinen des Umklammerungstriebes. Wichtig sind auch seine positiven Versuche mit Einverleibung centraler Nervensubstanz brünstiger Männchen. Im ganzen sind die Versuche jedoch mehr physiologischer als morphologischer Natur.

Die Beobachtungen *Harms* über die Nachwehen einer Injektion zerquetschter Eier in einen männlichen Kastraten sind recht bemerkenswert. Sie zeigen, dass in den Eierstöcken eine auch beim Männchen Brunst erzeugende Substanz enthalten ist, wie in den Hoden. Zugleich lehren sie aber auch, dass die Pigmente der vorgeschrittenen Eientwickelungsstadien ein Gift für den männlichen Körper darstellen. Das kastrierte Froschmännchen ist nicht imstande, die in seinen Kreislauf eingeführten Pigmente unschädlich zu machen. Das Weibchen ist dazu befähigt. Wenn es am Laichen verhindert wird, resorbiert es, ohne Schaden zu leiden, alle reifen Eier, wie es bei Rana esculenta recht oft geschieht. Beim Männchen bewirkt das eingeführte Pigment reichliche Thrombosen; es wird in den Organen abgelagert, selbst im Gehirn und im Herzen. Ähnlichen Injektionsversuchen unterworfene Weibchen bleiben frei von diesen üblen Folgen und zeigen auch keine Spur der starken Bläuung der Haut, wie sie bei Männchen regelmässig nach der Injektion zerquetschten Eierstocksgewebes mit reifen Eiern auftritt. Der weibliche Körper muss demgemäss mit Schutzkräften gegen die Schädigungen durch resorbiertes Eierpigment ausgestattet sein, die dem Männchen fehlen.

Zu den sekundären Geschlechtscharakteren gehören die Bildungen, die als Clitellum bei Regenwürmern beschrieben werden, und welche das Material zur

Herstellung des Cocons abgeben, in denen die abgesetzten Eier sich weiter entwickeln.

Die Versuche, eine Abhängigkeit des Clitellum von der Ausbildung der Geschlechtsorgane nachzuweisen, wie sie bisher angestellt wurden, schlugen fehl.

Wurden bei Allolobophora terrestris die Segmente mit dem Clitellum entfernt, so liessen sich die Reste des Kopf- und Schwanzteiles mit Erhaltung aller übrigen Organe und Funktionen wieder vereinigen. Trotzdem die Geschlechtsorgane nicht verkümmert waren, trat selbst nach $1^1/_2$ Jahren keine Regeneration des Clitellum ein. Nun ist aber dieser Versuch nicht geeignet, über die Abhängigkeit der sekundären Geschlechtscharaktere von den Keimdrüsen Aufschluss zu geben; da erstens eine Regeneration des bis hinter das Clitellum entfernten Kopfteiles und zweitens eine Regeneration durch Vermehrung der Segmente zu den Seiten der Naht beim Regenwurm nicht eintritt. Ebensowenig ist bis jetzt eine Umwandlung des Charakters eines Segmentes beobachtet worden, wie dies *Hescheler* und *Joest* beide ganz besonders betonen. Es ist aber etwas anderes: eine völlige Neubildung von Teilen aus gleichartigen Zellen, oder der Ersatz aus verschiedenartigen Zellen.

Von *G. Born* ist die Theorie ausgesprochen und von *Fränkel* und *Cohn* zuerst experimentell gestützt worden, dass ein in den Corpora lutea gebildeter Stoff, die Einbettung und Weiterentwickelung selbst eines befruchteten Eies ermögliche. Auch das Eintreten der Brunst und der Menstruation soll in Zusammenhang mit der Wirkung des Lutein stehen.

L. Loeb hat durch Einschnitte in den Uterus, zwei bis neun Tage nach der Ovulation, mütterliche Placenten in beliebiger Zahl experimentell erzeugt. Waren die Ovarien exstirpiert, so fand in seltenen Fällen auf die Verletzung des Uterus eine geringfügige Decidualbildung statt. Um die Beziehungen der Corpora lutea zu diesem Vorgang festzustellen, wurden wenige Tage nach der Copulation bei 32 Meerschweinchen die Corpora lutea ausgeschnitten oder ausgebrannt. Bei 15 Tieren, denen die Corpora lutea völlig entfernt waren, bildeten sich keine Deciduome; bei vieren nur sehr kleine, eins wurde schwanger. Aus diesen und noch anderen Versuchen zieht *Loeb* den Schluss, die Zerstörung der Corpora lutea und Exstirpation der Ovarien hindern in der grossen Mehrzahl der Fälle die Bildung von Deciduomen.

Es wirkt eine von den Corpora lutea ausgeschiedene Substanz specifisch auf die Uterusschleimhaut, so dass sie auch durch andere Reize als die Einbettung des Eies zur Bildung der mütterlichen Placenta angeregt werden kann.

Das Maximum der Reizbarkeit wird am 5.—7. Tage nach dem Follikelsprung erreicht und nimmt von da bis zum 9. Tage wieder bis auf Null ab.

Mehrere Tage nach der Copulation in das subcutane Gewebe transplantierte Uterusschleimhaut bildet in vielen Fällen eine Decidua. *Loeb* spricht sich dafür aus, dass der Vorgang vom Nervensystem unabhängig sei.

Auf eine andere Weise sind *Ancel* und *Bouin* zu einer Bestätigung der *Born*'schen Auffassung von der Tätigkeit und Bedeutung der Corpora lutea gelangt.

Unterbindet man dem Kaninchenbock das Vas deferens, so erfolgt bei der Begattung des Weibchens keine Befruchtung; trotzdem entwickelt sich das Corpus luteum normal. Das Ei degeneriert in der Tube. 12 Tage lang vergrössert

sich der Uterus, am 13. Tage beginnt die Rückbildung. Es finden also genau wie bei normaler Schwangerschaft die das Festheften des Eies bedingenden Vorbereitungen statt. Ebenso wachsen 14 Tage lang die Milchdrüsen. Das Wachstum des befruchteten Eies hat also an der Vergrösserung des Uterus und der Mamma keinen Anteil.

Die Milchdrüsen entwickeln sich auch an einem ihnen künstlich angewiesenen Ort des Körpers und beginnen zu secernieren, wenn eine Schwangerschaft eintritt, wie dies *Ribbert* gezeigt hat.

Starling und *Lane-Claypon* regten das Wachstum der Milchdrüsen unbelegter Kaninchen durch Injektion von Extrakten aus Embryonen derselben Art an. (Citiert pag. 407 Arch. f. Entw.-Mech. 26, 1908.)

Die Entwickelung der *Cowper*'schen Drüsen ist von der Entwickelung der Hoden abhängig.

Über die Beziehungen der Prostata zu den Hoden sind die Angaben verschieden. Wir verzeichnen sie der Vollständigkeit halber.

Nach *Serrallach* und *Pares* soll die Exstirpation der Prostata beim Hunde Atrophie der Hoden im Gefolge haben, die durch Fütterung mit Glycerinextrakt der Prostata verhindert werden könne. Ist dann nach 7—12 Monaten die Prostata regeneriert, so hört auch die Aspermie auf.

De Bonis gibt an, dass nach der Kastration die Prostata atrophiere. Die Rückbildung kann durch Injektion von filtriertem, in Kochsalzlösung bereitetem Extrakt der Prostata junger Hunde nicht aufgehalten werden.

Zur Bekämpfung der Acromegalie haben die Chirurgen die Hypophysis auszurotten versucht, da man bei dieser Erkrankung Vergrösserung und Geschwulstbildung der Hypophysis beobachtet hatte.

Hochenegg und *von Eiselsberg* sowie *Byschowski* sahen als die ersten nach Entfernung eines grossen Teiles der gewucherten Hypophysis die Vergrösserung der Gliedmaassen schwinden. (Citiert nach *F. Schultze*.)

Eine Erklärung dieser Erfahrungen zu geben, ist nach den sogleich zu erwähnenden Experimenten *Cushings* unmöglich. Es müssen offenbar eine ganze Reihe von Einflüssen berücksichtigt werden, ehe die scheinbar widersprechenden Ergebnisse in Einklang gebracht werden können. Mir scheint es durchaus unerlaubt zu sein, irgend welche Zweifel an den Tatsachen zu hegen; wir müssen auch hier gestehen, dass wir vorläufig den wahren Zusammenhang noch nicht kennen.

Cushing's Versuchsergebnisse sind die folgenden:

Operative Entfernung der Hypophysis tötet die Versuchstiere; jüngere leben länger als ältere. Teilweise Entfernung des Vorderlappens schädigt das Körperwachstum, den Fettstoffwechsel, die Geschlechtsfunktionen und die Wirkung aller Drüsen ohne Ausführungsgang. Entfernung des Hinterlappens erzeugt keine nennenswerten Störungen oder Ausfallerscheinungen. Gänzliche Entfernung des Vorderlappens hat den Tod zur Folge, der durch Transplantation des Vorderlappens oder durch Injektion seines Extraktes wohl verzögert aber nicht dauernd aufgehalten werden kann.

Entfernung der Thymusdrüse hat bei jungen Hähnen, Kaninchen und Meerschweinchen eine Verzögerung der Hodenentwickelung im Gefolge; bei

weiblichen Tieren zuweilen auch der Eierstöcke, während sich auf die übrigen Organe mit Ausnahme des Knochengerüstes kein schädigender Einfluss geltend macht.

Zur Zeit der Geschlechtsreife holen die zurückgebliebenen Hoden der thymusberaubten Männchen die Versäumnis im Wachstum wieder ein.

Gelegentlich der Besprechung der Experimente zur Regeneration der Linse wurde schon darauf hingewiesen, wie spröde sich das zu den einzelnen Versuchen benutzte Material einer allgemeinen und einheitlichen Beurteilung gegenüber verhält. Dasselbe gilt zum Teil auch von den am Gehörbläschen junger Amphibienlarven gewonnenen Erfahrungen.

Wenn *Streeter* an Amphibienlarven um die Zeit, wenn das Hörbläschen sich eben von der tiefen Epidermislage zu lösen im Begriff stand, die Anlage auslöste und in veränderter Lage wieder anheilen liess, so blieb zwar die rechte Anlage, auf die linke Seite gebracht, eine rechte Anlage, aber die Entwickelung der Teile des Labyrinths wurde durch die Umgebung bestimmt.

Zum entgegengesetzten Ergebnis gelangte *Spemann* bei ähnlichen Versuchen an Rana esculenta-Quappen. Das Hörbläschen differenziert aus sich ohne jede Wechselbeziehung der einzelnen Teile oder der Umgebung das Labyrinth.

Nach den Versuchen von *W. H. Lewis* entsteht jedoch die knorpelige Labyrinthhülle auf den Reiz der häutigen Labyrinthanlage aus beliebigen Bindegewebszellen der Umgebung, auch derjenigen, in die das wachsende Hörbläschen künstlich verlagert wurde. Den beweisenden Versuch stellte *Lewis* in der Weise an, dass er eine Labyrinthanlage von Rana sylvatica auf eine Larve von Amblystoma zwischen Auge und normalem Hörbläschen transplantierte. Das Labyrinth war das einer Rana sylvatica, die Knorpelhülle bestand aus Zellen des Amblystoma.

In den Versuchen *Wendelstadt*'s über Regeneration der Urodelenextremitäten sind für die Neubildung amputierter Gliedmaassen die Knochen als das Formbestimmende erkannt worden; denn ohne die Verletzung der Knochen findet die Regeneration des Armes nicht statt. Löst man die Unterarmknochen, die Ulna und den Radius, aus Ellbogen- und Handgelenk ohne Verletzung aus, so rückt die Hand an den Oberarm heran. Radius und Ulna werden nicht neugebildet, wie es nicht allein bei der Amputation am Unterarm, sondern auch bei der Amputation des Oberarmes geschieht.

In den Experimenten *R. G. Harrison*'s sind die Muskeln als das Bestimmende für die Verteilung ihrer Nerven nachgewiesen worden.

Als eine vom Nervensystem abhängige Form der Regeneration werden die folgenden Versuche an Regenwürmern gedeutet.

Nicht selten kommen Zwei- bis Dreifachbildungen nach Verletzungen vor, wie es u. a. *Joest, Morgan* und *Korschelt* beschreiben.

Korschelt ist geneigt, die Ursache in der abweichenden Regeneration des Nervensystems dieser Fälle zu suchen. Es kommen aber auch, wie selbst bei Wirbeltieren, gelegentlich Doppelbildungen bei Embryonen der Würmer vor, und die ganze Frage bedarf, wenn dies überhaupt möglich sein wird, einer einheitlichen Lösung.

Wie an anderen Stellen bemerkt wurde, lässt sich in manchen Versuchen durch die Art der Verletzung eine Mehrfachbildung im Regenerat erzielen. Freilich hat *Morgan* einen Versuch angestellt, der die Abhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem direkt zu beweisen scheint. Es wurden bis zu acht orale Segmente und noch ein Stück des Bauchmarks mit der zugehörigen Bauchhaut von Allolobophora entfernt. Die Bauchwunde schloss sich durch Annäherung ihrer Ränder und der orale Stumpf überhäutete sich. Aber in keinem Falle trat am oralen Ende Regeneration eines Kopfes ein; wohl gelegentlich in der Höhe des oralen Endes des weiter caudal entfernten Bauchmarkes. Blieb in der Dekapitationswunde das Bauchmark stehen und auf eine kurze Strecke erhalten, während caudal dazu ein Stück des Bauchmarks entfernt wurde, so entwickelten sich in manchen Fällen zwei Köpfe an den Stellen, wo die oralen Schnittflächen des Bauchmarks lagen.

Auf der anderen Seite hat *Rutloff* einen Versuch am Regenwurm beschrieben (Nr. 281), in dem der apical gelegene Kopf nur ein oberes Schlundganglion besass, das mit dem alten Bauchmark in gar keinen Zusammenhang stand. Es können freilich Wanderungen von Ganglienzellen vorkommen und spätere Verbindungen mit anderen Stellen des Nervensystems und der Peripherie ausbleiben: allein eine solche Erfahrung, wie die von *Rutloff* mitgeteilte, weist doch darauf hin, dass die Entscheidung über die Bildung des Nervensystems im Regenerat und die Abhängigkeit des Regenerats von der Lage der erhaltenen Ganglienzellen vorläufig noch nicht getroffen werden kann.

Wenn nun auch in den angeführten Fällen eine Einwirkung des Nervensystems auf die Regeneration nachgewiesen worden ist, so wird in anderen Fällen die typische Regeneration peripherer Nerven durch Bedingungen, die von anderen Geweben geschaffen werden, verhindert. Das ist ganz sicher beobachtet worden bei der Verheilung der Wunden exarticulierter Gliedmaassen der urodelen Amphibien. Ein amputierter Oberarm liefert einen neuen Arm mit allen seinen Teilen bis in die Fingerspitzen hinein. Wird der Vorderarm im Ellenbogengelenk entfernt und der Knorpel der Gelenkfläche nicht verletzt, so tritt keine Regeneration des Vorderarmes ein, obschon doch Nerven, Muskeln und Gefässe genau so durchschnitten und in denselben Reizzustand versetzt waren, als bei der Amputation. Es muss also die Knochenverletzung hinzukommen, ehe an dem Stumpf die fehlenden Teile der verletzten Gliedmaasse neu hervorwachsen.

Erläuternd für diese Vorgänge können die Versuche *H. Wendelstadt's* dienen, wo nach Entfernung der Vorderarmknochen unter Erhaltung der Knorpel der Gelenkflächen des Oberarm- und der Handwurzelknochen keine Regeneration beim Axolotl und Triton eintrat. Die Hand rückte einfach an den Oberarm heran. Der Versuch zeigt deutlich, dass Knochen nur aus Knochen regeneriert werden kann und dass weiterhin zur Regeneration der Gliedmaasse eine voraufgehende Verletzung ihrer Knochen unerlässlich ist.

Nachdem *M. Nussbaum* gefunden hatte, dass bei erwachsenen Wirbeltieren aus dem Befund an der extramuskulären Nervenstrecke und der Art der Ausbildung der zugehörigen intramuskulären Nervenverzweigung der Ursprung und das Wachstum der Muskeln erschlossen werden könne, sind von ihm und anderen an vielen Muskeln Nachweise für die Richtigkeit dieser Annahme durch embryologische Untersuchungen erbracht worden. Es lag nahe, bei der grossen

Abhängigkeit des Zustandes der Muskeln des Erwachsenen vom Nervensystem auch eine Abhängigkeit des Muskelwachstums vom Centralorgan zu vermuten. Diese Frage ist von *R. G. Harrison* und *D. Barfurth* mit seinem Schüler *R. Rubin* experimentell geprüft worden. Während *Harrison* für die erste Anlage im Embryo eine vollständige Unabhängigkeit des Muskelwachstums, der specifischen Ausbildung und Anordnung der einzelnen Muskeln nachzuweisen imstande war, zeigten *Barfurth* und *Rubin*, dass bei erwachsenen Tieren, also nach der Ausbildung der Muskelnerven, wohl die ersten Stadien der Muskelregeneration nach Verletzungen eintreten, auch wenn das Nervensystem ausgeschaltet ist. Dann aber folgt Verzögerung und schliesslich Stillstand der Regeneration. Es ist somit das embryonale Wachstum nicht mit den späteren Abhängigkeitsverhältnissen zu vergleichen. Im Embryo bilden sich die beiden Systeme, die nervösen Teile und das Muskelsystem nebeneinander aus. Später ist die Muskulatur ohne das Nervensystem nicht funktions- und lebensfähig und wird auch nicht mehr normal regeneriert, wenn der Nerveneinfluss in Wegfall gekommen ist.

Wenn sich überdies, wie dies *Harrison* beschreibt, die Nerven beim Hineinwachsen in eine nervenfreie Anlage einer Gliedmaasse genau so weiter entwickeln, als wenn sie die zur Gliedmaasse gehörigen Nerven wären, obschon sie von einer anderen Körperstelle ausgehen, so ist damit für den Embryo nachgewiesen, dass die Nerven sich den Muskeln anpassen, und die Muskeln nicht der passive Teil sind. Das wird verständlich, wenn man bedenkt, dass das Nervensystem die Aufgabe hat, die Muskelkontraktionen zu veranlassen und zu geordneten Bewegungen der einzelnen Gruppen zusammenzufassen. Das wird um so eher verständlich, wenn man sich erinnert, dass die Nerven sich erst sekundär mit den Muskeln verbinden, um dann freilich die führende Rolle zu übernehmen. Die Entwickelung liefert also ein specifisch gegliedertes und angeordnetes Muskelsystem; erst später tritt die Herrschaft des Nervensystems über dasselbe ein und verleugnet sich auch nicht, wenn nach Verletzungen die Regeneration in Wirkung tritt.

Nach dem Vorgebrachten werden wir gestehen müssen, dass wir zurzeit weit davon entfernt sind, den Zusammenhang dieser Erscheinungen zu verstehen oder zu begreifen. Es kann nicht ein den Vorgängen bei der inneren Secretion analoges Verhältnis sein, was die aufeinander zugeschnittenen und nebeneinander herlaufenden Entwickelungen von Muskel und Nerv beherrscht. Das ist einfach unmöglich, wenn nach dem Wegfall des einen Faktors der andere genau so sich entwickelt, als wenn der entfernte noch vorhanden wäre. Und das ist doch bei den *Harrison*'schen Versuchen über die Entwickelung nervenloser Muskeln der Fall.

Es bleibt also an manchen Stellen unser Bedürfnis nach Verständnis unbefriedigt. Um so lebhafter war die Genugtuung, als durch *Spemann*'s und *Lewis* Versuche die Abhängigkeit der Linsenentwickelung von der Augenblase nachgewiesen war; man durfte hoffen, die formgestaltenden Kräfte auch bei anderen Organen kennen zu lernen. Alle Organe werden durch das Zusammenwirken verschiedener Gewebe aufgebaut, die sich einander anpassen. Daher ist das Bestreben erklärlich, die etwaige Führerrolle des einen ausfindig zu machen. Wir sind aber hier erst in den Anfängen, da selbst die für bestimmte Species

nachgewiesene Abhängigkeit der Linsenbildung für andere und selbst nahe verwandte Species geleugnet wird.

Auch wo einfach mechanische Kräfte zur Erklärung der Formgebung ausreichen könnten, sind wir nicht darüber unterrichtet, in welchem Gewebe die formgestaltende Kraft gelegen ist.

Literatur.

Barfurth, D., Verhandl. d. Anatomen-Versammlung zu Bonn 1901.

Barfurth und *Rubin, D.*, Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 16, 1903.

De Bonis, V., Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Teil, 1907, S. 1—16.

Born, G., Anat. Anzeiger 20, 294, 1901 (Abhandl. von *Fränkel* u. *Cohn*).

Brown-Séquard, Arch. de physiol. norm. et pathol. 1889, S. 651, 739; 1890, S. 201, 443, 456 u. 641; 1891, S. 401, 747; Exposé des effets produits chez l'homme par des injections sous coutanées. Paris, Masson 1890.

Brown-Séquard et *d'Arsonval, A.*, Arch. de physiol. norm. et pathol. 1891, pag. 491.

Busquet, H., Soc. Biol. de Paris 68, 880 et 911, 1910.

Cunningham und *Smith*, Arch. f. Entw.-Mech. 26, 372, 1908 u. 27, 258, 1909.

Cushing, H., Journ. Americ. med. assoc. 53, 249, 1909.

Exner, A., Grenzgebiete d. Med. u. Chir. 20, Heft 4, 1909.

Godlewski, E., Bullet. Acad. Sc. Krakau 1904.

Goebel, K., Einleitung in die exp. Morphologie der Pflanzen, Leipzig 1908.

Harms, W., *Pflueger's* Arch. 133, 27, 1910.

Harrison, R. G., Journ. exp. Zoology 4, 239, 1907; Americ. Journ. Anat, 5, Anatom. Record, pag. 116, 1907.

Hescheler, K., Jenaische Zeitschr. Bd. 30 u. 31, 1896 u. 1898.

Joest, E., Arch. f. Entw.-Mech. 5, 1897.

Kocher, Th., Deutsche Zeitschr. f. Chir. Bd. 100. (Die Acromegalie ging nach Entfernung der Hypophysisgeschwulst zurück.)

Korschelt, E., Regeneration und Transplantation, Jena 1907.

Lewis, W. H., Americ. Journ. of Anatomy 7, Anat. Record 143, 1907.

Loeb, L., Centralbl. f. Physiol. 22, Nr. 16 u. 23, Nr. 3, 1909.

Meyns, R., *Pflueger's* Arch. 132, 1910.

Morgan, F. H., Regeneration, deutsche Übers. Leipzig 1907.

Nussbaum, M., *Pflueger's* Arch. 126, 1909. Arch. f. micr. Anat. 52, 367, 1898. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. 1902.

Pflueger, E., *Pfueger's* Arch. 116, 375, 1907.

Ribbert, H., Arch. f. Entw.-Mech. 6, 131, 1897; 7, 688, 1898.

Ruttloff, C., Transplantationsversuche an Lumbriciden. Inaug.-Dissert. d. philos. Fak. Marburg i. H. 1908.

Serrallach, N. u. *Pares, M.*, Gac. méd. Catalana 30. April 1908 (nach d. Münchn. med. Wochenschr. citiert).

Sonnenberg, Berl. tierärztl. Wochenschr. 1907, S. 700.

Schultze, Fr. u. *Garrè*, Sitzber. d. niederrhein. Ges. 1909, Abt. B, pag. 60 (Verschwinden der Acromegalie nach Operation eines Hypophysentumors).

Soli, U., Arch. ital. de Biologie 52, 353, 1909.

Spemann, H., Arch. f. Entw.-Mech. 30. II, 437, 1910.

Starling, citiert im Arch. f. Entw.-Mech. 26, 407, 1908.

Steinach, E., Centralbl. f. Physiol., 17. Sept. 1910, Bd. 24, S. 551.

Sticker, G., Beschreibung eines Schädels mit veralteter traumatischer einseitiger Unterkiefer-Verrenkung. Ein Beitrag zur Lehre von den mechanischen Formänderungen der Knochen. Mit 3 Tafeln. Bonn, Georgi 1884. Inaug.-Dissert.

Die Veränderungen am Schädel und ihre Bedeutung waren von *M. Nussbaum* in den Sitzber. d. niederrhein. Ges. 1882, pag. 183, besprochen worden.

Streeter, G. L., Journ. exper. Zoology 3, 1906; 4, 1907.

Wendelstadt, H., Arch. f. micr. Anat. 63, 766, 1904.

12. Kapitel.

Experimentell durch chemische oder mechanische Mittel erzeugte Abänderungen.

Durch eine Reihe chemischer und mechanischer Mittel lässt sich die Formbildung bei Pflanzen und Tieren beeinflussen. Unterschiede in der Düngung und chemischen Zusammensetzung des Bodens überhaupt bringen Pflanzen zum Variieren.

Die Knochenbildung kann durch kleine Gaben von Phosphor oder Arsen bei Tieren angeregt und beschleunigt werden, wie *Wegner* entdeckte. Artemia salina kommt nach *Schmankewitsch* durch Erhöhung des Salzgehaltes der Artemia Mühlhausenii, durch Abnahme im Salzgehalt in den Aquarien dem Branchipus in ihrer Gestalt näher.

Durch verschiedenes Futter kann die Färbung bei Vögeln und Schmetterlingen abgeändert werden.

Herbst züchtete durch Zusatz einer schwachprozentigen Lithiumsalzlösung zum Meerwasser in der Gestalt veränderte Seeigellarven. Das Mesenchym wurde vermehrt und die normale Gastrula in die Form eines Handspiegels gebracht, wie sich das aus der beigegebenen Abbildung ergibt.

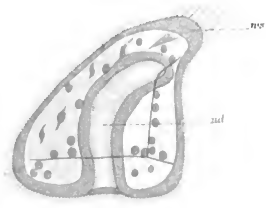


Fig. 70.

Gastrula von Echinus microtuberculatus mit Wimperschopf und Kalkgerüstanlage. Nach C. *Herbst*, Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 55, Tafel 19, Fig. 1.

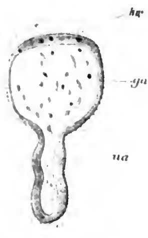


Fig. 71.

Gastrula von Echinus microtuberculatus aus einer Cultur in ungefähr 2 Liter Seewasser mit ca. 0,18 % Gehalt an LiCl. Nach C. *Herbst*, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 55, Tafel 20, Fig. 16a.

Hierher gehören auch die Versuche, normal befruchtungsbedürftige Eier zur parthenogenetischen Entwickelung durch chemische Mittel anzuregen, wie dies S. 79 näher ausgeführt wurde.

H. Wendelstadt und Fräulein *Fellmer* haben Nagana Trypanosomen vom Warmblüter auf den Kaltblüter übertragen und dabei eine Verkleinerung dieses Parasiten zuwege gebracht.

Auf die Veränderungen der Giftwirkung einzugehen, sobald die Grösse sich änderte, ist hier nicht der Ort.

Die Gestaltveränderung der Trypanosomen ist, das ist ohne weiteres klar, nicht allein von dem Temperaturwechsel abhängig. Da die Analyse der zu dem Gestaltwechsel führenden Anlässe in einem Tierkörper äusserst schwierig ist, so werden die Ursachen unter dem Sammelbegriff der chemischen zusammengefasst und *Wendelstadt*'s Versuche hier besprochen.

Charles Stockard prüfte die Einwirkung von Alkohol, Chloretone, Chloroform und Äther auf junge Embryonen von Fundulus heteroclitus und fand vorzugsweise die Entwickelung des centralen Nervensystems und der Sinnesorgane dabei geschädigt.

Mg-Lösungen treffen in ihrer ungünstigen Wirkung fast nur das Auge.

D. H. Tennent hat Kreuzungsversuche zwischen Hipponoë und Toxopneustes angestellt und dabei den Nachweis erbracht, dass bei den beiden Arten der Kreuzung sowohl $\frac{\text{Hipponoë} ♂}{\text{Toxopneustes} ♀}$ als $\frac{\text{Toxopneustes} ♂}{\text{Hipponoë} ♀}$ die Alkalescenz des Seewassers eine bestimmende Rolle spiele. Nimmt die Alkalescenz zu, so überwiegt bei den Bastarden der Einfluss von Hipponoë; nimmt die Alkalescenz des Seewassers ab, so dominiert Toxopneustes. Diese Beobachtungen erscheinen deshalb so wichtig, als sie die verschiedenen Resultate vieler Experimentatoren von einem einheitlichen Gesichtspunkte zu erklären imstande sind.

Die Gebrüder *Hertwig* haben eine grosse Zahl von Versuchen über die Einwirkung von Chemikalien auf Samen und Ei angestellt, bei Eiern den Eintritt mehrerer Samenfäden — die Mehrfachbefruchtung — erzielt und eine Reihe von Missbildungen gewonnen.

Der Einfluss der Schwerkraft ist zuerst bei den Pflanzen studiert und von *Pflueger* beim Froschei entdeckt worden. Daran schliessen sich die Versuche zur Aufhebung der Schwerkraft, wie sie *Pflueger* durch Pressen befruchteter Froscheier erreichte und die Versuche unter Anwendung von Centrifugalkraft.

Pflueger presste befruchtete Eier zwischen Glasplatten, *Roux* in einem engen cylindrischen Röhrchen; dadurch wurden Bedingungen geschaffen, welche unter Aufhebung der richtenden Schwerkraft die Teilungsebenen bei der Furchung verlagerten. *O. Hertwig* hat beide Methoden zum Studium der Verlagerung der Teilungsebenen weiter ausgebildet und die zu den Versuchen benutzten Eier bis zur Entwickelung normal gebauter Embryonen gebracht. Da die Eier sich normal entwickelten, so ist auch durch diese Versuche die Isotropie des Froscheies erwiesen. Der Experimentator kann ohne Schädigung einer normalen Entwickelung das Froschei zwingen, sich zu teilen, wie er es wünscht (*Pflueger*).

Als man die Einwirkung der Centrifugalkraft auf die Entwickelung der tierischen Eier prüfte, stellte sich ein gewaltiger Unterschied heraus, ob die Eier befruchtet waren oder nicht, und ob die Versuchsobjekte isotrop waren oder schon in verschiedenartige Keimbezirke gesondert.

So hat *Wetzel* unbefruchtete Froscheier centrifugiert und bei nachfolgender Befruchtung gewöhnlich normale Embryonen erhalten, während in den Versuchen *O. Hertwig*'s mit befruchteten Froscheiern überwiegend Missbildungen — Spina bifida — gewonnen wurden.

Auch die Versuche, die Eier von Tunicaten zu centrifugieren, wie sie *Conklin* angestellt hat, lieferten Missbildungen.

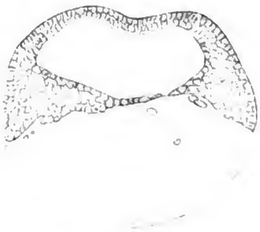


Fig. 72

Durchschnitt durch ein Ei von Rana esculenta, das drei Stunden nach der Befruchtung für zwei Tage in geeignetem Grade centrifugiert wurde. Die vegetative Eihälfte ist ungefurcht geblieben. Nach *O. Hertwig*, Arch. f. micr. Anat. Bd. 53, Tafel 20, Fig. 16.

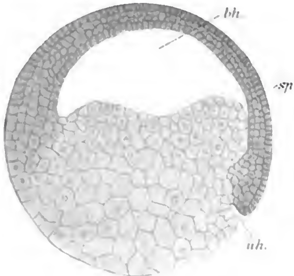


Fig. 73.

Medianschnitt durch das Ei von Rana fusca im Beginn der Gastrulation. Nach *O. Schultze*, Festschr. *Kölliker* Leipzig 1887, Tafel 11, Fig. 1.

Durch Centrifugieren gelang es *O. Hertwig*, befruchtete Froscheier zu einer meroblastischen Furchung zu bringen; die Teilung erfolgte nur am animalen Pole; die Masse am vegetativen Pole blieb ungeteilt. Die Kerne als die specifisch leichtesten Teile stiegen in die Nähe des animalen Poles, der der Umdrehungsachse zugekehrt war, auf und teilten sich dort; die Dotterkörner wurden an dem entgegengesetzten Pol festgehalten und bildeten eine nicht mehr teilungsfähige Masse. Dadurch war der Typus des holoblastischen Eies in den eines meroblastischen umgewandelt. Es ist aber nicht wahrscheinlich, dass der Übergang in der Natur durch die Centrifugalkraft erfolgte. Es genügte schon, die specifischen Gewichte der Eibestandteile so zu ändern, dass die Schwerkraft nicht mehr wirken könne. Ich glaube auch, dass *Hertwig*'s geistreicher und sicher zutreffender Schluss von der Umwandlung holoblastischer Eier durch stärkere Gravitationswirkung auf grösseren Planeten das Vorkommen solcher Eier nicht ausschliessen muss. Es wäre auf solchen Weltkörpern freilich nötig, die Unterschiede im specifischen Gewicht der Eibestandteile abzuändern. Das würde sich aber bei der grossen Anpassungsfähigkeit der lebendigen Substanz gewiss vollziehen. In solchen Welten können freilich holoblastische Eier den Bau, wie sie ihn auf Erden haben, nicht besitzen.

Weitere Versuche über die Einwirkung der Centrifugalkraft sind von *Lillie*, *Morgan* und *Conklin* angestellt worden. Den Unterschied eines centrifugierten und eines normalen Froscheies auf nahezu gleichem Entwickelungsstadium erläutern die beigegebenen Figuren nach einem Durchschnitt von *O. Hertwig* (centrifugiertes Ei von Rana esculenta) und einem Durchschnitt von *O Schultze* (normales Ei von Rana fusca).

Über die Gestalt- und Organisationsänderungen durch das Licht bei Pflanzen haben wichtige Beiträge geliefert *Leitgeb*, *Sachs*, *Stahl*, *Pick*, *Vöchting*, *de Lamarlière*, *Klebs*, *Keller*.

Der Ort der Wurzelbildung und der Anlage von Wurzeln wird durch die Lage der Pflanzenteile zum Licht so variiert, dass die Wurzeln stets auf der Schattenseite liegen.

In der Sonne werden, namentlich deutlich bei der Buche, die Pallisadenzellen der Blätter hoch, im Schatten flach.

Das Wachstum wird im allgemeinen durch das Licht und die höhere Temperatur begünstigt. Es gibt aber für jede Species ein Minimum und ein Optimum, so dass wegen dieser Einrichtung in manchen Fällen niedere Temperatur und mangelhafte Beleuchtung besser wirken: sobald nämlich das Optimum niedrig gelegen ist.

Im Pflanzenreich werden Gestalt und Ausbildung der Teile durch das Licht und die Schwerkraft in so hohem Grade beeinflusst, dass ihre Wirkungen seit langer Zeit schon bekannt sind und in botanischen Lehrbüchern unter der Bezeichnung Heliotropismus und Geotropismus geschildert werden.

Die Erscheinungen des Heliotropismus bei Tieren hat namentlich *Jacques Loeb* eingehend studiert.

Dorfmeister, *Weismann*, *Standfuss*, *Fischer*, *Gräfin Linden* haben durch Temperaturwechsel die in der Natur vorkommenden verschiedenen zur einer Art gehörigen Sommer- und Winterformen umgezüchtet, aus Raupen der Sommerform durch Einwirkung von Kälte Winterformen der Schmetterlinge erhalten.

Fischel und *Flemming* züchteten bei 5° C dunkle, bei 18° C helle Salamanderlarven.

Auf den pflanzlichen Stoffwechsel wirken die einzelnen Strahlenarten des Lichtes vom roten nach dem ultravioletten Ende hin in steigendem förderndem Maasse. Auch die Lichtwirkungen bei Tieren steigern sich in ähnlicher Weise.

Nachdem *Downes* und *Blunt* i. J. 1877 sich zuerst mit dem Einfluss des Lichtes auf Mikroben beschäftigten, wurde die Frage weiter 1885 von *Duclaux*, *Arloing*, 1887 von *Roux*, 1892 von *Buchner*, 1893 von *Marshall*, *Ward*, *Ledoux-Lebard*, *Richardson*, 1894 *Dieudonné*, *Finsen* und seinen Schülern *Bie*, *Bang*, *Dreyer*, 1899—1907 von *Jansen*, 1905—1909 von *Tappeiner*, *Jodlbauer* u. a. geprüft. In neuerer Zeit stellten *P. Cernovodeanu* und *V. Henri* fest, dass ultraviolette Strahlen von einer Wellenlänge unter 2900 Einheiten Angström vernichtend wirken auf

Staphylococcus aureus	in	5—10	Sekunden,
Choleravibrionen	„	10—15	„
Bacillus coli	„	15—20	„
Typhusbacillen	„	10—20	„
Dysenteriebacillen	„	10—20	„
Friedländer's Pneumobacillen	„	20—30	„
Weisse Sarcine	„	20—30	„
Orange Sarcine	„	40—60	„

Sporogene Rotzbacillen	in 20—30	Sekunden,
Bacillus subtilis	„ 30—60	„
Tetanusbacillen	„ 20—60	„
Bacillus megatherium	„ 30—60	„

Durch Bestrahlung mit ultraviolettem Licht wurden von *N. M. Stevens* bestimmte Blastomeren abgetötet, die nicht durch aufgelegte Stanniolstreifen geschützt waren. Ausschaltung einer Furchungszelle des Vierzellenstadium ergibt einen annähernd normalen $^3/_4$ Embryo mit Defekten an der Stelle der ausgefallenen Furchungszelle.

Abtötung einer Blastomere nach der ersten Furchung liefert keinen Halbembryo. Die vegetative Zelle bildet eine solide Zellmasse aus primitiven Keimzellen, Entoderm, Stomodaeum, Mesoderm und Schwanzzellen in ziemlich regelrechter Lagerung; die animale Zelle liefert eine Art Blastula aus entodermähnlichen Zellen.

Röntgenstrahlen.

Die schädigende Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Geschlechtsdrüsen sind für den Hoden 1903 von *Albers-Schönberg*, für den Eierstock 1905 von *Halberstädter* entdeckt worden.

Im Hoden gehen die Spermatozoen zugrunde und ihre Neubildung hört auf, ohne aber für immer durch die schädigende kurze Einwirkung der Strahlen vernichtet zu sein.

Im Eierstock gehen die Follikel zugrunde und zwar leiden, wie *Reifferscheid* gezeigt hat, zuerst die Eizellen.

Beim Frosch hat *Gerhartz* nicht so auffällige Veränderungen als beim Kaninchen gefunden. Im Januar bestrahlte Hoden waren bei fortgesetzter täglicher Anwendung der Strahlenwirkung bis zum 4. März nicht sichtbar verändert. Die Samenfäden waren reichlich vorhanden, nur die Zahl der Spermatogonien hatte abgenommen, ein Schaden, der aber schon vier Wochen nach Aufhören der Bestrahlung ausgeglichen war.

Nach Bestrahlung von Ei und Sperma mit Röntgenlicht tritt abnorme Entwickelung ein, wie *Mc Gregor* beschreibt.

Bordier und *Horand* fanden, dass ultraviolette Strahlen das Trypanosoma Lewisi nach kurzer Zeit abtötet, die X-Strahlen dagegen nicht.

Radiumwirkung.

Mit Radium haben an Tieren experimentiert *Bohn*, *Birch-Hirschfeld*, *Bardeen*, *Hertel*, *O. Hertwig*, *Hüneke*, *Levy*, *Perthes*, *Schaper*, an Pflanzen *Koernicke* und *Guilleminot*.

An tierischen Eiern macht sich die schädliche Wirkung erst nach einiger Zeit geltend und geht je nach dem Grade und der Dauer der Bestrahlung bis zur Vernichtung.

Die Bestrahlung reifer Samenfäden hebt die Beweglichkeit nicht auf; es treten aber bei der Befruchtung normaler Eier die Schädigungen der Samenfäden in die Erscheinung und können bis zur Vernichtung des in die Entwickelung eingetretenen Eies führen.

Wachsende Pflanzenteile werden nach *M. Koernicke* im Wachstum gehemmt; sie hören auf, geo- oder heliotropische Bewegungen zu machen.

Vor allem wurden durch Radiumbestrahlung ruhende Kerne geschädigt. Zellen in oder vor der mitotischen Teilung lieferten mehrkernige Tochter- und Enkelzellen.

Wassergehalt des umgebenden Medium.

Auf die Gestaltung von Pflanzen und Tieren übt der Feuchtigkeitsgrad der Umgebung den grössten Einfluss aus, wie sich ohne weiteres aus der Verschiedenheit im Bau der Wasser- und Landgeschöpfe ergibt. Man hat früher den Wassermolch für eine andere Species gehalten, sobald er nach dem Laichen das Wasser verliess und auf dem Lande ein anderes Aussehen annahm.

Der Farbenwechsel der Tiere.

Da die äussere Erscheinung der Tiere, welche Chromatophoren in der Haut besitzen, unter verschiedenen Bedingungen verändert wird, so gehört dies Phänomen in den Kreis unserer Betrachtung. Der Farbenwechsel der Tiere hat seit langer Zeit Anatomen und Physiologen interessiert und so spricht sich der Physiologe *Engelmann* darüber folgendermassen aus:

„Die im Dunkeln weitverzweigten schwarzen Pigmentzellen der Froschcutis z. B. kontrahieren sich bei heller Beleuchtung allmählich zu kleinen Kugeln, infolge wovon die Haut heller wird. Doch scheint man es hier meist mit einem indirekten, durch die Nerven vermittelten Einfluss des Lichtes auf die contractilen Elemente zu tun zu haben, nach *Lister* und *G. Pouchet* speciell mit einem Reflex vom Auge."

War somit der Einfluss des Lichtes hier nachgewiesen, so liegt schon eine weit ältere Beobachtung über die Einwirkung von dem Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung vor. So berichtet *Dugès* (Ostéol. et Myol. d. Batraciens 1832):

„Nous avons vu la couleur du dos passer du noir d'encre au vert pâle dans l'espace d'un quart d'heure par suite de l'exposition à l'air sec d'un individu adulte." (pag. 8.)

Dieselben Erfahrungen machte *Leydig*, der bei seinen zoologischen Ausflügen auch dem Farbwechsel der Tiere und Pflanzen eingehend nachspürte und an vielen Stellen seiner Veröffentlichungen darüber berichtete.

Es ist bekannt, dass manche Tiere die Farbe unter dem Einfluss von starken Sinnes- oder Gemütserregungen wechseln, dass andere zur Fortpflanzungszeit ein Hochzeitskleid anlegen. Die letztgenannte Änderung ist jedoch kein Zustandswechsel derselben Chromatophoren, sondern Neubildung eines charakteristischen Pigments.

Nach Versuchen, welche ich in den Jahren 1877 und 1908 anstellte und die bis jetzt noch nicht veröffentlicht sind, verhält sich die Sache derart, dass die Chromatophoren der Haut der Batrachier wie die pigmentierten Muskelzellen ihrer Iris durch das Licht, durch die bekannten Reize des Lichtes und der Temperatur, des Feuchtigkeitsgehaltes des umgebenden Medium direkt erregbar sind und sich verändern.

Der entscheidende Versuch war der folgende:

Durchschneidet man zwei Fröschen das Rückenmark oral vom 8. Rückenmarksnerven und entfernt das caudale Ende des Rückenmarks, so werden die im Licht und im Trockenen gehaltenen, hellen Tiere nach einem Aufenthalt im Wasser über den ganzen Körper, also auch an den gelähmten Beinen tief dunkel. Bringt man zum Vergleich alsdann den einen Frosch ins Licht und aufs Trockene, so ist er alsbald auf der ganzen Haut hell gefärbt. Beim dunkel gefärbten Frosch sind die Chromatophoren reich verästigt; beim hell gefärbten klumpig; ihre Veränderung auf den Reiz der verschiedenen Lichtstärke und des verschiedenen Feuchtigkeitsgehaltes der Umgebung geht also an den gelähmten Hautstellen in derselben Weise vor sich, als an den normalen.

Die Abhandlung von *F. W. Gamble* berichtet über Versuche, die Farben von Fischen und Crustaceen, welche unter dem Einfluss des Lichtes variieren, histologisch zu analysieren.

Bei Eledone fand *R. F. Fuchs* eine Hemmungswirkung des Stellarganglions auf die Erregbarkeit der Chromatophoren durch Lichtreize. Bei durchschnittenem Mantelnerven erblasst die operierte Seite. Nach dem Tode wird auf Lichtreiz die operierte Seite dunkel, die normale hell. Die Chromatophoren der gesunden Seite sind nicht erregbar, die der operierten sehr stark. Durchschneidung der Stellarnerven oder Entfernung des Stellarganglions hebt die Hemmungswirkung auf.

Nach *E. Babák* ist der Farbenwechsel von Amblystomalarven auf verschiedener Unterlage von den Augen abhängig. Geblendete Tiere werden im Licht dunkel und im Dunkeln hell, gerade umgekehrt wie sehende Exemplare. Die Chromatophoren haben also eigene Lichtreizbarkeit; die Bewegungen sind entgegengesetzt denen, die von den Augen ausgelöst werden.

Die Larven der Anuren haben dieselbe Abhängigkeit des Farbwechsels vom Auge. Während und nach der Metamorphose geht dieser nervöse Zusammenhang verloren.

Literatur.

Chemische Wirkungen.

Gurwitsch, A., Arch. f. Entw.-Mech. 3, 219, 1896. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 55, 446, 1893.

Herbst, Curt, Mitt. d. zool. Station zu Neapel 11, 136, 1895. Arch. f. Entw.-Mech. 5, 1897.

Hertwig, O., Arch. f. micr. Anat. 44, 285, 1895 u. Festschr. f. *Karl Gegenbaur*, Leipzig 1896.

Schmankewitsch, Zeitschr. f. wissensch. Zool. 25, Suppl. 103, 1875.

Stockard, C. R., Journ exp. Zoology 3, 99, 1906; 4, 165, 1907; 6, 285, 1909. Americ. Journ. of Anatomy 10, 369, 1910.

Tennent, D. H., Arch. f. Entw.-Mech. 29, 1, 1910.

Wegner, *Virchow*'s Arch. 55, 1872.

Wendelstadt, H., und Frl. *Fellmer*, Zeitschr. f. Immunitätsforschung, I. T., Bd. 5, S. 337, 1910.

Einwirkung der Schwerkraft und der Zentrifugalkraft.

Hertwig, O., Arch. f. micr. Anat. 42, 662, 1893; 53, 415, 1898. Sitzber. d. Berl. Akad. d. Wissensch. 1897.

Morgan, Th. H., Anat. Anz. 9, 1894.
Pflueger, E. Fr. W., Arch. f. d. ges. Physiol. 31, 311 u. 32, 1, 1883; 34, 607, 1884.
Roux, W., Ges. Abhandl., Leipzig 1895 (Breslau, Ärztl. Zeitschr. 1884).
Schultze, O., Verhandl. d. anat. Ges., 8. Versammlung, 117, 1894.
Wilson, E., Arch. f. Entw.-Mech. 3, 1896.

Licht.

Einfluss auf Pflanzen.

Goebel, K., Flora, Bd. 80, 1895.
Keller, Biol. Centralbl. Bd. 13, 1893 u. Bd. 17, 1897.
Klebs, G., Biol. Centralbl. Bd. 13, 1893.
De Lamarlière, Revue gén. de botanique 1892.
Leitgeb, Flora 1879.
Pick, Botan. Centralbl. Bd. 9, 1882.
Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1882.
Stahl, E., Botan. Zeitung, Jahrg. 38, 1880; Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 16, 1883.
Vöchting, *Pringsheim*'s Jahrbücher Bd. 25, 1893 u. 26, 1894.

Einfluss auf Tiere.

Fischel, A., Arch. f. micr. Anat. 47, 719, 1896.
Flemming, W., Arch. f. micr. Anat. 48, 369, 1897.
Gamble, F. W., Quarterly Journ. microscop. sc. 55, 541, 1910.
Loeb, J., *Pflueger*'s Arch. 47, 391, 1890 u. 63, 273 1896.

Temperatur.

Dareste, Recherches exp. sur la production artificielle des monstruosités, Paris 1891.
Dorfmeister, G., Mitteil. d. naturw. Ver. f. Steiermark 1864 und 1879. Über den Einfluss der Erzeugung der Schmetterlingsvariationen. Berlin, Friedländer & Sohn, 1880.
Fischer, E., Allgem. Zeitschr. f. Entomologie, Bd. 1, 2, 3, 6, 7, 1896—1902.
Hertwig, O, Arch. f. micr. Anat. 51, 319, 1898.
Linden, Gräfin Maria von, Festschr. f. *J. Rosenthal*, Leipzig 1906, pag. 61.
Standfuss, M, Insectenbörse 1899 und Vortrag in der naturf. Ges. in Zürich 1905.
Weismann, A., Studien zur Descendenztheorie, Leipzig 1875.

Röntgenstrahlen.

Albers-Schönberg, München. med. Wochenschr. Nr. 43, 1903.
Bordier et *Horand*, Compt. rend. 150, 634, 1910.
Gerhartz, H., *Pflueger*'s Arch. 131, 568, 1910.
Halberstädter, Berl. klin. Wochenschr. Nr. 3, 1905.
Krause, P., und *Ziegler*, Fortschritte auf dem Gebiete der Röntgenstrahlen, B4. 10.
McGregor, Science 27, 445, 1908.
Reifferscheid, K., Zeitschr. f. Röntgenkunde u. Radiumforsch. von *P. Krause*, 12, 233, 1910.
Schaudin, *Pflueger*'s Arch. 77, 1899.
Simmonds, Fortschritte der Röntgenstrahlen, Bd. 14, Nr. 4, Dezember 1909.

Radiumwirkung.

Hertwig, O., Sitzber. d. Berl. Akad. d. W. 1910, S. 221 (Sitz. v. 15. Juli 1909); S. 751 (Sitz. v. 28. Juli 1910).
Koernicke, M., Ber. d. d. botan. Ges. 22, 155, 1904; 23, 324 u. 404, 1905.
Levy, O., Microsc. Untersuchung der von *A. Schaper* hinterlassenen Präparate; dazu Literaturverzeichnis: Arch. f. Entw.-Mech. 21, 148, 1906.

Ultraviolettes Licht.

Mlle. *Cernovodeanu, P.*, et *Henri, Victor*, Compt. rend. 150, 52, 1910.
Stevens, N. M., Arch. f. Entw.-Mech. 27, 622, 1909.

Der Farbenwechsel bei Tieren.

Babák, E., *Pflueger's* Arch. 131, 87, 1910.
Dugès, A., Ostéol. et Myol. d. Batraciens, Paris 1834, pag. 8.
Engelmann, Wilh., Handb. d. Physiol., Physiol. d. Protoplasma u. Flimmerbewegung.
Fuchs, R. J., Sitzber. d. phys.-med. Soc. Erlangen, Bd. 41, 1909.
Leydig, Fr., Arch. f. micr. Anat. XII, 179, 1876.
Lister, J., Philosoph. Transactions Rsg. Soc. CXLVIII, pag. 627, 1859.
Pouchet, G., Compt. rend. LXXXII, pag. 866, 1871.
Seidlitz, G., Beiträge zur Descendenztheorie, Leipzig 1876 (Zusammenstellung der Arbeiten).

13. Kapitel.

Der Einfluss des Hungers.

Nach längerem Hungern werden die Organe kleiner; am widerstandsfähigsten erweisen sich Herz und Hirn, aber auch zu gewissen Zeiten die Generationsorgane. *Pflueger* sah bei diabetischen Tieren einen gewaltigen Muskelschwund; das Fett war verbraucht; nur die Leber war gleich Herz und Hirn nicht verkleinert.

Die Geschlechtsorgane anlangend hatte *von Voit* beim hungernden Kater eine Gewichtsabnahme der Hoden von 40% nachgewiesen.

Dieser Beobachtung stellt sich die Erfahrung an laichenden Salmoniden gegenüber, die mit unreifen Geschlechtsstoffen aus dem Meere in die Flüsse aufsteigen und dort laichreif werden, obwohl sie, ohne Nahrung aufzunehmen, gegen den Strom schwimmen und durch die geleistete Arbeit und zum Aufbau der schwellenden Keimdrüsen ihr aufgespeichertes Fett und einen grossen Teil ihrer Muskulatur aufzehren.

v. Siebold weist schon darauf hin, dass die Salmoniden vor und während der Laichzeit wochenlang nichts fressen, und *Barfurth* hat durch methodische Untersuchungen nachgewiesen, dass der Laichsalm von September bis Dezember im süssen Wasser keinerlei Nahrung zu sich nimmt. Aber auch die sterilen Wintersalme haben nach *Barfurth* stets leeren Magen und Darm, wenn sie in genügender Entfernung vom Meere gefangen werden.

Valenciennes und *Barfurth* heben auch hervor, dass der Laichsalm durch das Schwimmen und die Ausbildung der Geschlechtsstoffe stark abmagere.

Nach *Miescher* wachsen die Eierstöcke des Lachses in den Flüssen von 0,4 bis auf 27% des Körpergewichtes. Dabei nimmt der Lachs im süssen Wasser keine Nahrung auf. Das Wachstum der Eierstöcke geschieht auf Kosten von Muskeln und Fett.

Es fragt sich daher, ob nicht ganz bestimmte Bedingungen die gewaltigen Unterschiede in den Resultaten *von Voit's* und *Miescher's* hervorgerufen haben.

Schon 1880 zeigte *M. Nussbaum*, dass bei hungernden Kaulquappen die Generationsorgane eine Zeitlang sich weiter entwickeln, während in der Ausbildung der übrigen Organe ein Stillstand oder gar Rückgang stattfindet. Später wurde von demselben Autor der Nachweis geliefert, dass hungernde Landfrösche zur Zeit der lebhaftesten Zelltätigkeit der Hoden wohl an Körpergewicht abnehmen, ihre Keimdrüse aber, so lange es möglich ist, der Jahreszeit entsprechend weiter entwickeln und dass an diesem Wachstum auch die sekundären Geschlechtsorgane, die Daumenschwiele und die Samenblase Teil haben. Hier wird also wie bei der Kaulquappe oder dem Lachs und Maifisch die Keimdrüse trotz des Hungers vergrössert, während sie sonst gleich den anderen Körperteilen durch den Hunger kleiner wird.

Wird bei längerem Hunger die männliche oder weibliche Geschlechtsdrüse zur Ernährung des übrigen Körpers resorbiert, so schwinden die fortgeschrittenen und der Reife nahen Entwickelungsstadien von Samen und Ei; es bleiben dagegen hinlänglich Spermatogonien oder Oogonien, d. h. die Bildungszellen, zurück, um bei besserer Ernährung neue Geschlechtsstoffe bilden zu können.

Es kommt somit bei den Einwirkungen des Hungers auf die einzelnen Organe darauf an, welche Lebensenergie sie zu der Zeit entwickeln können, wenn der Hunger sich einstellt.

Da die Bildungsvorgänge in den einzelnen Organen nicht zu allen Lebens- und Jahreszeiten gleichmässig verlaufen, so wird auch der Erfolg des Hungers verschieden sein müssen, und alle oben geschilderten verschiedenen Erscheinungen werden verständlicher, als wenn ein, in der Tat nicht vorhandenes, specifisches und gleichmässiges Überwiegen bestimmter Organe nachzuweisen wäre. Ein solches Verhalten muss auf die Wachstumsverhältnisse überhaupt einen grossen Einfluss ausüben, da es sich nicht allein beim stärksten Hunger, sondern auch bei relativ geringer Ernährungsstörung geltend machen wird. Man wird durch methodische Ausnutzung dieses Verhaltens Entwickelungen für bestimmte Leistungen hervorrufen können.

H. Gerhartz hat im Centralblatt für Physiologie, Bd. 22, S. 65—67, 1908 bestätigt, dass ausgebildete Geschlechtsorgane proportional der Abnahme des Körpergewichtes rückgebildet werden und demgemäss um diese Zeit keinen Vorzug vor anderen Körperteilen geniessen, während um die Zeit der grössten Zelltätigkeit der Geschlechtsdrüsen diese Organe selbst beim hungernden Tier, wie dies *M. Nussbaum* nachwies, auf Kosten anderer Gewebe sich eine Zeitlang weiter entwickeln.

Von *D. Barfurth* stammen die Beobachtungen über die Beschleunigung der Metamorphose von Amphibienlarven unter dem Einfluss des Hungers. Da während der Metamorphose mehrere Larvenorgane, wie das auch bei Insecten der Fall ist, durch Resorption zum Schwinden gebracht werden, so wirkt, wie *Barfurth* dies betont, der Hunger in diesen Fällen als förderndes Prinzip. Der Hunger beschleunigt die Metamorphose, weil unter seinem Einfluss die Aufsaugung der überflüssigen Larventeile schneller erfolgt.

Auch der von seinem Inhalt befreite schwangere Uterus kehrt schneller zur normalen Form unter dem Einfluss des Hungers zurück.

Histologisch betrachtet, verkleinert der Hunger nicht allein die Zellen und beraubt sie der aufgespeicherten Nährstoffe, er vernichtet auch eine grosse Zahl. Interessant ist es, wie *Nussbaum* und *Heidkamp* dies gezeigt haben, dass die reifen Stadien der Geschlechtsstoffe zuerst resorbiert werden. So schwinden reife Eier und Samenfäden, während Oogonien und Spermatogonien erhalten bleiben. Die Resorption fertiger Geschlechtsprodukte, namentlich um die Fortpflanzungszeit, macht die Tiere zwar zeitlich zeugungsunfähig, das in den reifen Eiern und Samenfäden aufgespeicherte Nährmaterial reicht zur Hungerzeit aber weiter als die jungen dotterarmen Eizellen und als die nicht so zahlreichen und an Masse geringeren Spermatogonien. Die zeitige Sterilität wird reichlich auf gewogen durch die Sicherung der Neubildung, da diese nicht von reifen Geschlechtsstoffen, sondern stets von jungen Zellen ausgeht.

Bei den Eiern ist die Resorption namentlich am Amphibienei gut verfolgt worden. *Ruge* u. a. haben gezeigt, dass die Aufsaugung des Dotters unter Mitwirkung der Granulosazellen vor sich geht. Die Granulosazellen wachsen, nehmen den Dotter in sich auf und geben ihn allmählich an die Blutgefässe weiter, so dass ein grosses, reifes Ei nach der Resorption eine winzige Spur zurücklässt, die schliesslich durch Bindegewebewucherung und -resorption schwindet, wie ein Corpus luteum, das nach einem Follikelsprung entstanden war. Nur ist bei der Atresie der Follikel die Wanderung des Wachstumsmaterials der Granulosazellen direkt zu verfolgen; es stammt aus dem Ei. In den Granulosazellen lässt sich dagegen der Ursprung der als Lutein benannten Masse nicht nachweisen.

Bis jetzt war es nicht bekannt geworden, dass bei höheren Tieren der Hunger auch die Körpergrösse verändere, wie bei Polypen oder Planarien. Die betreffenden Beobachtungen positiver Natur wurden in den letzten Jahren gemacht.

Bei Versuchen an Tritonen zur Bestimmung des Einflusses, den der Hunger auf die Entwickelung der Geschlechtsdrüsen ausübt, fand *M. Nussbaum*, dass die Tiere an Körperlänge einbüssen, wenn sie längerem Hunger unterworfen werden. Die Verkürzung der Wirbelsäule ist nach *W. Harms* in der Beckengegend am stärksten und durch Schwund der knorpeligen und bindegewebigen Teile bedingt.

Dies ist meines Wissens die erste Feststellung über die verheerende Wirkung des Hungers am Skelet, und es hat etwas Überraschendes, dass ein Wirbeltier durch Nahrungsmangel nicht allein Fett verliere, dass seine Organe kleiner werden, sondern dass selbst die Körpergrösse abnimmt. Bekannt ist wohl die Abnahme der Körperlänge mit fortschreitendem Alter. Es ist also nur ein gradueller Unterschied vorhanden, wenn niedere Tiere, so z. B. die Polypen, die Planarien, beim Hungern auffallend kleiner werden, und selbst Tritonen ihr einmal erreichtes Körpermaass nicht konstant erhalten können.

Wir besitzen übrigens eine Reihe von Versuchen, in denen durch bestimmte Einflüsse ein Organ, freilich nur unter stärkerer Preisgabe anderer Körperteile, vor dem Schwund durch den Hunger geschützt werden kann.

So beobachtete *Pflueger*, dass bei partieller Ausschaltung des Pancreas — dem *Sandmeyer*'schen Diabetes — trotz Abmagerung des operierten Hundes bis auf die Hälfte des ursprünglichen Gewichtes, die Leber sehr gross blieb, während sie sonst beim Hunger stärker an Gewicht abnimmt als der übrige Körper.

Literatur.

Barfurth, D., Arch. f. Naturgesch., 41. Jahrg., Bd. 1, 122. Arch. f. micr. Anat. 29, 28, 1887.
Gerhartz, H., Centralbl. f. Physiol. Bd. 22, 65—67, 1908.
Harms, W, Verh. d. d. zool. Ges., 19. Vers., 307, 1909.
Heidkamp, Hans, Pflueger's Arch. 128, 226, 1909.
Miescher, Der Hunger des Rheinlachses, Arbeiten *Miescher's* 1897, Bd. 2.
Nussbaum, M., Arch. f. micr. Anat., Bd. 18, 4, 1880; *Pflueger's* Arch. 126, 520, 1909.
Pflueger, E. F. W., Das Glykogen, II. Aufl., 495, 1905.
Siebold, C. Th. E. von, Die Süsswasserfische von Mitteleuropa, Leipzig 1863, S. 246.
Valenciennes, Histoire naturelle des poissons. T. 21, 294, Paris 1848.

14. Kapitel.

Die funktionelle Anpassung.

Die Lehre von der funktionellen Anpassung musste sich schon früh dem denkenden Biologen aufdrängen. Auch die Ärzte begannen vor unserer Zeit die Ausgleichungen im mechanisch oder infektiös erkrankten Körper zu studieren.

Mir scheinen zwei Männer vor allen hier genannt werden zu müssen, denen die Wissenschaft vom Leben die grösste Vertiefung unserer Anschauungen über die Bedeutung der funktionellen Anpassung verdankt: *Lamarck* und *Pflueger*.

Lamarck leitete die Verschiedenheit der Formen von ihrer Anpassungsfähigkeit ab und *Pflueger* sprach den inhaltschweren Satz aus, dass die erste lebendige Materie am Anfang der Dinge die Fähigkeit besessen haben müsse, sich zu ernähren, zu wachsen, sich fortzupflanzen, „sowie in zweckmässiger Weise auf ihre Umgebung zu reagieren“ [1]).

Es wäre freilich ein Irrtum, wenn man an dieser Stelle *Darwin* und *Wallace* ganz übergehen würde. Aber diese beiden grossen Philosophen und Naturforscher haben doch das Gesetz des „Survival of the fittest“ in erster Linie von der Variabilität der lebenden Wesen in der Weise abgeleitet, dass sie von der Natur viele Variationen entstehen lassen, unter denen die äusseren Bedingungen eine rücksichtslose Auslese halten, so dass im Kampf ums Dasein nur das für die herrschenden Bedingungen Brauchbare fortbestehen kann. Der Gedanke der funktionellen Anpassung tritt bei *Lamarck* zwar einseitig, aber doch ganz klar und die Bedeutung ihrer Wirkung beherrschend hervor.

Bei *Lamarck* schaffen die äusseren Bedingungen wegen der Anpassungsfähigkeit aus den bestehenden die entsprechenden neuen Formen; bei *Darwin* und *Wallace* überleben unter vielen wahllos entstehenden neuen Formen nur die den äusseren Bedingungen angepassten.

Auf eine Besprechung dieser grossen Fragen soll und kann hier nicht eingegangen werden. Es wird unsere Aufgabe sein, an einer kleinen Zahl von Versuchen die Erscheinungen zu erläutern und nach Möglichkeit den einzelnen Autoren gerecht zu werden. Ein Eingehen auf die ohne experimentellen Eingriff in der Natur nachweisbaren Erscheinungen von funktioneller Anpassung

[1]) Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur, Bonn 1877, pag. 80.

muss von vornherein ausgeschlossen bleiben. Wir haben es hier nur mit willkürlich erzeugten Abänderungen der Form zu tun.

Von funktionellen Anpassungen, die nach dem Gesetz der teleologischen Mechanik erklärt werden, führt *Pflueger* an die Hypertrophie der Stammmuskeln und des Herzens bei erhöhter Anforderung. Die kompensatorische Hypertrophie der erhaltenen Niere nach Entfernung einer von beiden Nieren; das gesteigerte Wachstum der Lymphdrüsen nach Exstirpation der Milz; die Entstehung von Schwielen der Epidermis auf starke Insulte hin. Dass aber die funktionelle Anpassung nicht immer von dem erwarteten Vorteil begleitet zu sein brauche, lehre die Entstehung des Hühnerauges.

In seiner vor dem internationalen Kongress zu Rom 1894 gehaltenen Rede über die Anpassung des Organismus bei pathologischen Veränderungen führt *H. Nothnagel*, der gefeierte Wiener Kliniker, als Beispiele an:

Die Entwickelung des Collateralkreislaufes nach Unterbindung oder Verstopfung der für die Ausbildung einer solchen Nebenschliessung vorbereiteten Arterien. Die Anastomosen sind vorgebildet; sie werden durch die vermehrte Anforderung erweitert und verstärkt.

Die Verdickung der Muskeln vor einer verengten Darmstelle oder dem schwer durchgängigen Halsteil der Harnblase.

Als Arzt ist *Nothnagel* durch seine Erfahrungen am Krankenbett hinreichend darüber unterrichtet, dass die funktionellen Anpassungen nicht allein für den Organismus schädliche Folgen aufheben, sondern oft genug neue Gefahren schaffen. In anderen Fällen ist die vorhandene Einrichtung gar nicht geeignet eine Abwehrmaassregel einzuführen. So gehen die von Endarterien versorgten Organe oder ihre Teile bei Arterienverschluss zugrunde; ein Collateralkreislauf kann sich hier nicht entwickeln, weil die Grundbedingung dafür fehlt: das Vorhandensein von Anastomosen, die sich unter dem Reiz des vermehrten Bedürfnisses kräftiger ausbilden könnten.

Bei dem Einheilen von Venenstücken in Arterien trat in dem Venengewebe eine Verdickung auf, die nicht anders als eine funktionelle Anpassung an den vermehrten Druck aufgefasst werden kann. Die Verdickung schützt die Wand vor einer etwaigen Schädigung durch den gesteigerten Blutdruck. (Vergl. S. 60.)

In den Bereich der funktionellen Anpassung gehören die nach Ausfall eines Organteiles, oder des einen von zwei oder mehreren Organen beobachteten kompensatorischen Hypertrophien.

Es bedarf aber keineswegs für das Eintreten einer funktionellen Hypertrophie des starken Antriebes von Gewebeverlusten. Wie die Stärkung der Muskeln lehrt, genügt dazu eine durch den Gebrauch erhöhte Anforderung an die Leistungsfähigkeit eines Organes. Soll jedoch die in der Ökonomie eines Organismus nützliche Hypertrophie nicht in das Gegenteil umschlagen, so bedarf es einer genauen Überwachung der jeweiligen Leistungsfähigkeit und eines sorgfältigen Schutzes vor Übermüdung.

Die Amphibien machen mit wenigen Ausnahmen wegen des Überganges vom Wasser- zum Landaufenthalt eine tiefgreifende Formänderung, die Metamorphose, durch. Die Natur, dieser grossartige Experimentator, verzögert unter gewissen Bedingungen die Metamorphose und es kommt vereinzelt oder auch in

grösserer Zahl vor, dass die Leibesform zwar unverändert erhalten bleibt, die Weiterentwickelung der Geschlechtsorgane aber bis zur Reife weiter geht. So hatte das mexikanische Amblystoma, das auch in der Larvenform als Axolotl geschlechtsreif wird, für den Biologen ein ungemein grosses Interesse erweckt; da hierzulande die Umwandlung der im Wasser lebenden kiementragenden Larve zum fertigen Tiere nicht gelingen wollte. *Marie von Chauvin* erreichte schliesslich nach längeren mühsamen Versuchen die Umwandlung der Larve, und was noch wichtiger erscheinen muss, die Regeneration der Kiemen, wenn das Tier während des Versuches zwar die meisten Kiemen verloren hatte, aber noch nicht in der Kopfform, den Augen, den Extremitäten und der Haut verändert war.

Das Anpassungsvermögen dieser Tiere an das Wasser und das Landleben ist nach *M. v. Chauvin* so gross, dass die Umwandlungsversuche, bis zu einem gewissen Punkte geführt und dann selbst auf Jahre gehemmt, zu Ende oder zur Umkehr gebracht werden können.

Eine Rückbildung des Amblystoma in einen Axolotl ist nicht möglich; nur die Zwischenstadien sind fort- und rückbildungsfähig.

Geschlechtsreife Amphibien mit äusseren Kiemen sind des öfteren beobachtet worden, so von *Schreibers*, *Jullien*, *Filippi* u. a. Erst *Marie von Chauvin* gelang der experimentelle Nachweis, dass dies eine Anpassungserscheinung sei, nachdem zuerst *Duméril* die Umwandlung des kiementragenden Axolotl in ein kiemenloses Amblystoma beobachtet hatte, wie wir das ohne weiteres bei unseren einheimischen Amphibien sehen können.

Hermann Meyer wies für die Spongiosa der Knochen nach, dass sie in Zug- und Druckrichtungen verlaufe, ein Minimum von Masse enthalte und trotzdem fester sei als solide Structuren. Aber erst *J. Wolf* entdeckte die noch grössere Anpassungsfähigkeit des Knochengerüstes, indem er die Wirkungen verlagerten Zuges und Druckes nach Knochenbrüchen oder Verrenkungen an der Spongiosa der Knochen studierte. Er fand sie, den veränderten Anforderungen an ihre Leistungen entsprechend, verändert.

Wilhelm Roux studierte die Verzweigungen im Gefässsystem und erklärt, dass sie überall als Resultante der Stromgeschwindigkeit und der Grösse des Seitendruckes ausgebildet werden.

Oscar Levy sah Bindegewebsfasern in der Richtung des Zuges entstehen.

Roux und *Schepelmann* erzielten bei Gänsen durch Fleischfutter eine Vergrösserung der Drüsen und Muskeln am Drüsen- und Muskelmagen, die bei Brei- und Nudelgänsen ausblieb.

K. Toldt sah nach Muskeldurchschneidung bei jungen Tieren Umgestaltung des Schädels und Skelets eintreten.

Das von *D. Barfurth* gefundene und nachher vielseitig bestätigte Gesetz der Richtung eines Regenerats senkrecht zur Schnittfläche hat in neuerer Zeit von *Harms* eine wichtige Erweiterung erfahren.

Barfurth schnitt Froschlarven den Schwanz schräg ab und fand bei solchen Exemplaren das Regenerat schräg zur Längsachse des Tieres und senkrecht zur Schnittrichtung entstehen. Nach drei bis vier Wochen streckte sich der neugebildete Schwanzteil und war in drei Versuchen bei 82 schwimmenden

Tieren nach einer mittleren Versuchsdauer von 39 1/2 Tagen in 47 Fällen ganz gerade geworden, bei 91 Nichtschwimmern aber nur in 24 Fällen. Der mittlere Streckungswinkel betrug bei den Nichtschwimmern 158°, bei den Schwimmern dagegen 174°.

Damit war bewiesen, dass die Funktion richtenden Einfluss auf das entstandene Regenerat ausübt.

Barfurth hatte schon gefunden, dass die Regeneration in der Wärme schneller verläuft als bei niederen Temperaturen. Das Minimum liegt bei 10° das Optimum bei 28° C.

Die beifolgenden Figuren werden eine Übersicht des *Barfurth*'schen Gesetzes geben.

Die elf Kaulquappen von Rana fusca waren am 28. Mai operiert worden; den drei der ersten Reihe wurde der Schwanz gerade, den vier der zweiten Reihe schräg mit längerem ventralen, den vier der dritten Reihe schräg mit längerem dorsalen Zipfel abgeschnitten.

Die Versuchstiere wurden zu verschiedenen Zeiten getötet. Die in der ersten Längsreihe am 3., die der zweiten am 8., die der dritten am 10. und die beiden der vierten Längsreihe am 13. resp. 15. Juni desselben Jahres.



Fig. 74.
Das *Barfurth*'sche Gesetz an Larven von Rana fusca illustriert. Originalphotographie.

Das Regenerat steht anfangs senkrecht zur Schnittrichtung, die wegen der geringeren Pigmentierung der Neubildung leicht zu erkennen ist, und streckt sich allmählich. Jedenfalls ist dazu eine lange Zeit nötig.

Mit Hilfe einer sinnreich konstruierten Vorrichtung erreichte sodann *Harms*, die operierten Tiere nach Belieben zu ganz bestimmten Zeiten zum Schwimmen zu zwingen, während andere, in feuchten Gläsern gehalten, sich absolut ruhig verhielten. *Barfurth* hatte nur den Unterschied der Einwirkung durch die Funktion in seichtem und tiefem Wasser erreicht. Der Ausschlag war infolgedessen geringer.

Harms gelang es nun, bei Zwangsschwimmern die Regenerationsdauer um die Hälfte abzukürzen und durch die lebhaften Schwimmbewegungen der Versuchstiere das Erscheinen eines rechtwinkelig zur Schnittfläche stehenden Regenerats ausfallen zu lassen. Der Schwanz wurde durch Dehnung der vorhandenen Masse und Einwachsen von neuen Muskelfasern gerade gemacht und sofort gebrauchsfähig. Innerviert wurde das ganze Regenerat, wie auch an anderer Stelle bemerkt ist, durch Auswachsen der alten Nerven, die später sich zurückbildeten und durch neue aus dem inzwischen regenerierten Rückenmark ersetzt wurden. Die Metamerie des neuen Schwanzteiles stellte sich erst sekundär ein.

Die Figur 77 ist leider nur durch Photographie eines in *Flemming*'scher Lösung abgetöteten Versuchstieres zu gewinnen gewesen und infolgedessen viel zu schwarz ausgefallen. Am Präparat selbst sieht man daher viel deutlicher

die gerade Streckung des regenerierten Schwanzes als in der hier gebotenen Reproduktion.



Fig. 75.

Nichtschwimmer.



Fig. 76.

Schwimmer.

Regenerierte Schwanzstummel von Triton taeniatus ♀, 5 Wochen nach der Verletzung. Der Schwanz des Nichtschwimmers ist im erhaltenen Kloakenteil unverändert, beim Schwimmer ist er verschmälert und, wie die Form des Kloakenspaltes zeigt, auch verlängert. Das Regenerat des Schwimmtieres ist bedeutend länger als das des Nichtschwimmers.
W. Harms, *Pflueger*'s Arch., Bd. 132, Tafel XIII, Fig. 27 und Fig. 28.



Fig. 77.

Larve von Rana fusca, deren Schwanzspitze unter einem Winkel von 55° zur Achse von *W. Harms* am 16. Juni abgetrennt war. Das Tier wurde am 29. Juni getötet und hatte bis dahin angestrengt im *Harms*'schen Apparat schwimmen müssen. Obschon in Metamorphose begriffen, regenerierte es unter der Wirkung des andauernden Schwimmens den abgeschnittenen Schwanz, und zwar in gerader Richtung.

Wenn *Ernst Fuld* jungen Hunden die Vorderbeine exartikulierte und die Tiere beim weiteren Wachstum auf diese Weise zwang, nach Art eines Känguruh zu hüpfen und aufrecht auf den Beinen zu sitzen, so verlängerte sich bei den Versuchstieren die Tibia; das Femur ging zurück. Es fand eine Annäherung an die normalen Verhältnisse dieser Knochen beim Känguruh statt, während die relativen Maasse der Knochen von denen normaler Hunde verschieden wurden.

Unter die experimentell hervorgerufenen funktionellen Anpassungen gehören auch die Veränderungen, die *H. Gerhartz* an einem Hunde durch erzwungenen langdauernden, aufrechten Gang erzielte.

Von zwei gleichgeschlechtlichen jungen Foxterriers desselben Wurfs wurde durch Röntgenaufnahme die anfängliche Gleichheit der anatomischen Verhältnisse festgestellt. Das eine Tier wurde sieben Monate lang gezwungen, täglich sieben Stunden lang, aufrecht zu stehen und zu gehen. Die dadurch bedingten Veränderungen trafen die Wirbelsäule, den Brustkorb, das Becken und die Oberschenkel.

Während *Gerhartz* für die hier auftretenden Veränderungen keine mechanische Erklärung gefunden hat, ist die Muskulatur des Hundes durch den aufrechten Gang so verändert worden, dass der Typus des Vierfüssers in den des Menschen übergeführt wurde. Während beim normalen Vierfüsser an den hinteren Extremitäten Strecker und Beuger gleich stark entwickelt sind, waren bei dem Versuchshund durch den aufrechten Gang die Strecker wie beim Menschen kräftiger ausgebildet. Die Abänderungen der Muskeln durch den aufrechten Gang des Menschen sind also auf diese Weise experimentell in kurzer Zeit erzeugt worden.

Vererbbare, durch funktionelle Anpassung erworbene Eigenschaften sind bei Alytes von *Kammerer* gezüchtet worden.

Ohne Brutpflege zur Entwickelung gelangte Alytes aus den späteren Laichperioden an der Brutpflege gehinderter Eltern üben auch keine Brutpflege. Die Eier werden grösser, der Ruderschwanz breiter, statt eines Kiemenpaares treten beim Aufenthalt der Larven im Wasser durch mehrere Generationen hindurch drei Kiemenpaare auf. Geschlechtsreife Männchen dritter Generation haben auf Daumen und Daumenballen rauhe Schwielenbildung und hypertrophische Armmuskulatur.

Die Fähigkeit zur funktionellen Anpassung wird rege, wenn Pflanzen gehindert sind, das Licht, dessen sie zur Assimilation bedürfen, ohne weiteres ausnutzen. Entfernt man bei Nadelhölzern die Spitze, so übernimmt alsbald ein Seitenzweig seine Lage und Rolle. Entblättert man einen ganz jungen Baum bis auf wenige, wie dies bei der Rosskastanie leicht möglich ist, so wachsen die zurückgebliebenen Blätter um das Mehrfache über die natürliche Grösse. Sie übernehmen ihre Funktion in ausgiebigerer Weise als zuvor und schützen den Baum vor dem Absterben, bis neue Knospen entwickelt oder angelegt sind, um neue Blätter zu liefern.

G. Karsten hat Sceletonema costatum, eine Planktondiatomee, in ruhigem und bewegtem Wasser gehalten. In der Ruhelage vermehrten sich die Zellen doppelt so schnell und blieben kleiner als die bewegten. Die gestreckteren Zellen der bewegten Diatomeen besassen einen längeren Kieselstäbchenapparat und konnten sich dadurch schwebend erhalten, während die kurzzelligen, ruhenden Exemplare am Boden lagen und somit des Schwebeapparates entraten konnten. Die von *Karsten* gezogene Schlussfolgerung, dass die Streckung eine funktionelle Anpassung sei, hervorgerufen durch das Bedürfnis im bewegten Wasser sich schwebend erhalten zu können, erklärt somit die bedeutende Formänderung unter verschiedenen äusseren Bedingungen.

Ob das Mittel zur Formänderung in der Wirkung der Schwerkraft beruhe, wird durch weitere Versuche zu entscheiden sein.

Literatur.

Funktionelle Anpassung.

Anthony et *Pietkiewicz*, Compt. rend. 1909.
Barfurth, D., Arch. f. micr. Anat. 37, 392, 1891.
Chauvin, M. v., Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 25, Suppl. 299—301, 1875; Bd. 41, 365—389, 1885.
Darwin, Ch., The origin of species. 1859.
Dumeril, Compt. rend. T. 60, pag. 765, 1865.
Ebner, v., Mitteil. d. naturw. Vereins in Graz 1877.
Filippi, Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 28, 1877.
Fischer, H., *Pflueger*'s Arch. 129, 113, 1909.
Fuld, E., Arch. f. Entw.-Mech. 11, 1, 1901.
Gerhartz, H., Berliner klin. Wochenschr. 1910, Nr. 43.
Harms, W., *Pflueger*'s Arch. 132, 1910.
Hescheler, K., Jen. Zeitschr., Bd. 30 u. 31, 1896 u. 1898.
Jores, L., Verh. d. d. pathol. Ges. 1909.
Jullien, Compt. rend. T. 68, 1869.
Kammerer, P., Arch. f. Entw.-Mech. 28, 447, 1909.
Karsten, G., Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen (Kiel u. Helgoland). N. F., Bd. 3, pag. 7, 1898.
Lamarck, J. B. A. de, Recherches sur l'organisation des corps vivants. 1802; Philosophie zoologique 1809.
Levy, Oskar, Arch. f. Entw.-Mech. 18, 184, 1904.
Meyer, H., Arch. f. Anat. u. Physiol. 1869.
Nothnagel, H., Zeitschr. f. klin. Med. 10, 268; 11. Sep.-Abdr.; 15, Sepr.-Abdr. XI. Intern. med. Kongress Rom 1894. Sep.-Abdr. d. Wien. med. Blätter, L. Bergmann & Co.
Pflueger, E. Fr. W., Teleologische Mechanik, Bonn 1877.
Ribbert, H., Arch. f. Entw.-Mech. 1, 69, 1894.
Roux, W., Über die Verzweigungen der Blutgefässe, Jena 1878. Der Kampf der Teile im Organismus, Leipzig 1881. Arch. f. Anat. u. Physiol., anatom. Abt., 76, 1883; 120, 1885. Jenaische Zeitschr. 16, 358, 1883.
Roux u. *Schepelmann*, Arch. f. Entw.-Mech. 21, 1906.
Schmid, A., Inaug.-Dissert. Zürich 1909.
Schreiber, Iris 1833, pag. 528.
Toldt, K., Anat. Anz. 1905.
Wallace, A. R., Natural selection and tropical nature 1891.
Zondeck, M., Zur Transformation des Knochencallus, Berlin 1910.

---

15. Kapitel.

Die Teilbarkeit der Organismen.

Soweit unsere historischen Studien Aufschluss geben, hat man schon im 18. Jahrhundert sich erfolgreich mit der künstlichen Teilung von Tieren beschäftigt; die künstliche Teilung von Pflanzen, ihre Vermehrung durch Ableger oder Stecklinge muss viel älter sein.

Réaumur, *Bonnet*, *Trembley*, *Spallanzani* gehören zu dem Kreise glänzend begabter Experimentatoren, welcher vor etwa 150—200 Jahren die Anfänge unseres Wissens über die Teilbarkeit der Tiere geschaffen hat. Was diese Männer leisteten, musste sich naturgemäss in dem engen Rahmen der Feststellung gewisser Tatsachen erschöpfen. Ein weit und tiefgehender Einblick in die Natur des Geschehens blieb ihnen versagt.

Es fällt nicht schwer, die Gründe hierfür aufzudecken.

Zu jener Zeit hatte das Microscop die Biologen über den feineren Bau der lebenden Wesen noch nicht unterrichtet; die Physiologie als Physik oder Chemie des Eiweisses nicht jene glänzenden Entdeckungen gemacht, die heute unser Eigentum sind; die Kenntnisse über die Entwickelung und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Tiere und auch der Pflanzen fehlten fast völlig.

Der Begriff der Zelle wurde erst im 19. Jahrhundert durch *Schleiden* und *Schwann* eingeführt, und das letzte Viertel des abgelaufenen Säkulum brachte die Entdeckungen über die Befruchtungsvorgänge und die Entstehung der Zeugungsstoffe. Es wird klarzustellen sein, wie sehr dies alles zur Festigung unserer Vorstellungen über das Wesen der Teilbarkeit beigetragen hat; ja, nötig war, um auf diesem Gebiet klare Anschauungen aufkommen zu lassen.

Die ersten Beobachtungen über die Teilbarkeit sind an Polypen, Würmern und anderen, hoch organisierten Tieren gemacht worden. An die Teilbarkeit einer einzigen Zelle zu denken und diesen Gedanken im Experiment zu verwerten, musste jener Zeit des Anfangs versagt bleiben. Man hatte auch beobachtet, dass bei Eidechsen abgebrochene Schwänze ersetzt werden; Wassersalamander ganze Gliedmaassen verlieren und dann wieder neubilden. Eine Fragestellung, weshalb der Polypenleib zerstückelt werden könne und aus jedem Stück ein neuer Polyp entstehe, weshalb der verstümmelte Molch einen neuen Arm, ein neues Bein bilde, die abgetrennte Gliedmaasse aber dem Tode verfallen sei, wurde nicht beliebt; sie hätte auch zu jener Zeit zu einer dauernd befriedigenden Beantwortung die Vorbedingungen nicht gefunden.

Was wissen wir denn heutzutage über die Teibarkeit der Organismen?

Beginnen wir mit den niedersten Geschöpfen, den einzelligen Pflanzen und Tieren: Die Zelle, also auch jedes einzellige Lebewesen, besteht aus Kern und Protoplasma, von denen jedem, wie wir erst in neuerer Zeit erfahren haben, in dem Haushalte der Zelle bestimmte Verrichtungen zugewiesen sind. Wie sehr auf diesem Gebiete die Anschauungen gewechselt haben wird klar, wenn man sich erinnert, dass zu den Zeiten *Max Schultze*'s dem Protoplasma die überwiegende Bedeutung im tierischen und pflanzlichen Hausbalt zugewiesen wurde, während heutzutage eine grosse Zahl von Biologen unter der Führung von *O. Hertwig* und *E. Strasburger* dem Kern die Hauptrolle zusprechen. Die Wahrheit liegt jedoch in der Mitte; beide, Kern und Protoplasma, sind für das Leben der Zelle unentbehrlich.

Teilt man einen einzelligen Organismus, so wiederholt man gewaltsam, was die Natur im Ablauf der Dinge immer und immer wiederholt. Denn diese Geschöpfe pflanzen sich nicht allein geschlechtlich, sondern auch durch Teilung fort. Bei der natürlichen Teilung durchläuft der Kern der Zelle einen höchst verwickelten Prozess des Wachstums, der Ordnung und Zerlegung seiner festen

Bestandteile; wenn eine Trennung in zwei Kerne erfolgt ist, durchschnürt sich das Protoplasma der Zelle ebenfalls in zwei, nicht immer gleiche Teile.

Bei der gewaltsamen Teilung bedarf es dieser, die Genauigkeit einer Teilmaschine bei weitem übertreffenden Vorgänge nicht. Nicht einmal ein scharfes Messer eines geschickten Experimentators gehört dazu: Grundbedingung für den Erfolg ist, dass bei der künstlichen Teilung ein Stück des Kernes und ein zugehöriger Teil des Protoplasmas in die Teilprodukte übernommen werde. Kern und Protoplasma gehören zusammen wie die Organe eines höheren Wesens; das eine kann ohne das andere nicht fortbestehen. Man braucht nur an die altrömische Fabel vom Streit der Körperorgane zu erinnern, um hierfür eine zureichende Erläuterung zu geben.

Mir scheint es nicht unverständlich zu sein, dass die Forschung sich erst vor nicht gar langer Zeit mit den Teilungsversuchen an Einzelligen beschäftigt hat. Den Anstoss dazu haben, wie ich versichern kann, die Entdeckungen der siebziger Jahre des vorigen Jahrhunderts über die Befruchtungsvorgänge im Ei gegeben und die sich daran anschliessende Hypothese von der überragenden Bedeutung des Kernes in der Zelle. Die Experimente selbst waren ein Weg, über den Wert von Kern und Protoplasma Aufschluss zu erhalten. Sie gaben aber auch Aufschluss über die Bedeutung des so komplizierten Ablaufes der natürlichen Zellteilung. Sie stellten fest, dass für das Leben und die Vermehrung der Zelle Kern wie Protoplasma gleich unentbehrlich sind, und dass ein Fortbestehen des Individuums und der Art durch eine gewaltsame, nicht nach den Regeln der natürlich erfolgenden Teilung noch möglich ist. Dadurch wird den einzelligen Geschöpfen ein starker Schutz gegen zufällige Verletzungen und Verstümmelungen gewährt; es kann, wie leicht ersichtlich ist, eine Zerreissung sogar zur Vermehrung der Individuen führen.

Eine Amöbe ist eine lebende Zelle ohne feste bleibende Gestalt, eine Form, die sich in beständigem Fluss befindet. Dagegen sind die Infusorien, obwohl einzellige Tiere, schon nach den drei Achsen des Raumes differenzierte Wesen; es gibt ein vorn und hinten, eine Bauch- und Rückenfläche, sowie eine rechte und linke Seite. Die Oberfläche ist mit verschieden gestalteten Wimpern besetzt; ein Schlund führt in das Innere; Abfallstoffe des Stoffwechsels werden durch eine pulsierende Vacuole entfernt. Und doch kann ein Infusor der Länge, der Quere nach, in diagonaler Richtung zerlegt, der abgetrennte Mundteil, die Mitte des Körpers, die Schwanzregion isoliert werden, immer regeneriert bei gewissen Arten das Teilstück das Ganze wieder, so dass eine künstliche Vermehrung dieser Geschöpfe durch Teilung möglich ist. Das ist im Vergleich mit den Erfolgen der künstlichen Teilung einer formlosen Amöbe höchst wunderbar und erinnert an die Künste eines Zauberers. Denn das Mundstück muss die Leibesmitte und das Endstück mit seinen reich gegliederten Wimperanhängen neu bilden; das Mittelstück sogar noch weit mehr, und dem Endstück fällt die Aufgabe zu, den Mund mit dem ihm eigentümlichen Wimperorgan des Mundes und Schlundes zu ersetzen. Doch mit diesem Wunderbaren sind die Überraschungen, welche diese Experimente liefern, nicht erschöpft. Soll das Teilstück erhalten bleiben, so muss es Protoplasma und Kernmasse enthalten; sonst geht es bald zugrunde.

Wir beschränken uns hier auf die Mitteilung der Tatsachen; wie sie zu verstehen sind, wird später im Zusammenhang auseinanderzusetzen sein.

Nächst den Einzelligen haben die Polypen des süssen Wassers den einfachsten Bau. Sie gleichen kleinen capillaren Schläuchen, deren Länge nach dem Grade der Fütterung wechselt. Durch Hunger schwindet ein Polyp, der zuvor durch reichliche Ernährung auf die Länge eines Fingergliedes herangewachsen war, nach und nach bis auf die Grösse eines feinen Nadelkopfes, um schliesslich ganz zu vergehen. Den Mundpol eines Polypen ziert ein mit dem Ernährungszustand an Zahl wechselnder Kreis von Fangarmen; der Fusspol trägt eine Haftscheibe. Mit den Tentakeln oder Fangarmen erhaschen und lähmen die Polypen ihre lebende Beute, indem sie dieselben mit Nesselorganen geradezu spicken. Die getöteten kleinen Krebschen werden dann durch die Leibesöffnung am vorderen Pole in den Magenraum eingeführt, und das Unverdauliche durch dieselbe Öffnung wieder entleert.

Vermittelst der Fussscheibe, die einen klebrigen Saft absondert, können die Polypen tagelang an derselben Stelle einer Glasglocke sich horizontal ausgestreckt halten. Sie lauern mit ausgestreckten Fangarmen auf ihre schwimmende Beute und wechseln erst ihren Standort, wenn das Futter schmal wird, vorausgesetzt, dass sie durch Licht oder zu grosse Wärme nicht belästigt und dadurch zum Wandern gezwungen werden.

Die Gewebe der Polypen sind noch nicht hoch differenziert und ihr Leib besteht nur aus zwei Schichten, die durch eine wasserklare, strukturlose Haut voneinander getrennt sind.

Teilt man einen Polypen künstlich, so handelt es sich nicht mehr um die Teilung einer Zelle, sondern um die Teilung von Zellkomplexen. Jedes Teilstück muss aber beide Leibesschichten enthalten, wenn es sich regenerieren soll. Denn die alte Anschauung *Trembley*'s, es könne sich die innere Leibesschicht in die äussere verwandeln, hat sich als irrig erwiesen. Wohl liegt bei einem umgestülpten und dann, wie *Trembley* glaubte, durch eine durchgestochene Borste unbeweglich gemachten Polypen nach einiger Zeit statt der inneren Leibesschicht die vorher nach innen gestülpte äussere Leibesschicht wieder aussen. Das ist aber keine Umwandlung, sondern eine Rückstülpung. Die Differenzierung ist also so weit gediehen, dass die beiden Leibesschichten einander nicht vertreten oder einen Defekt der anderen ergänzen können.

Mit Ausnahme der Fangarme ist jede Region des Körpers zur Wiederherstellung des Ganzen befähigt. Man kann einen Süsswasserpolypen der Quere, der Länge nach, oder nach mehreren kombinierten Richtungen teilen. Geht das Stück des Leibes nicht unter eine minimale Grösse herab, so bildet es ein auch geschlechtlich fortpflanzungsfähiges, neues Individuum. Der Ring, oder der verschiedenartig gestaltete Lappen, den wir durch die Teilung geschaffen haben, schliesst sich zu einer Kugel, und mag das Stück von einer beliebigen Stelle des Leibes stammen: stets entstehen an dem früher nach vorn orientierten Pol neue Tentakel und am entgegengesetzten eine neue Fussscheibe. Man kann somit von der Körpersubstanz der Süsswasserpolypen sagen, dass sie polarisiert sei; freilich gibt es in dieser Gruppe von Tieren und unter anderen auch solche, welche sich anders verhalten. Am bekanntesten ist die Erscheinung, dass eine umgekehrt eingepflanzte Weide am früheren Laubende neue Wurzeln und im

aufragenden Wurzelbereich ein neues Laubwerk bildet. Das gilt auch von manchen zu den Polypen gehörigen Arten.

Bei ihnen sind es Anpassungserscheinungen, die bei den frei beweglichen Süsswasserpolypen nicht aufzutreten brauchen. Es gibt allerdings auch Heteromorphosen, wie man die Umkehrung der alten Polarität nennt, über die wir keine ausreichende Erklärung zu geben imstande sind. So entsteht bei Meerespolypen und Seerosen, auch bei Würmern, am hinteren verletzten Leibesende statt eines Schwanzes ein neuer Kopf. Wir haben diese Tatsache zu registrieren; begründen können wir die Erscheinung nicht.

Untersucht man die im zoologischen System höher stehenden Tiere, so nimmt die Teilbarkeit ab, um den höheren Klassen schliesslich gänzlich verloren zu gehen.

Durch Teilung vermehren sich die Medusen, Süsswasserplanarien, Nemertinen, Anneliden, einige dem Regenwurm nahestehende Arten, wie Lumbriculus und Ctenodrilus, Echinodermen; eine Vermehrung durch Teilung ist ausgeschlossen bei Insecten, Krebsen, Schnecken und Muscheltieren und bei Wirbeltieren. Und doch gibt es im Leben der Einzelindividuen auch dieser Geschöpfe eine Zeit, wo eine Vermehrung durch Teilung möglich ist. Das ist der Anfang der embryonalen Periode: die ersten Stadien der Furchung des Eies. Aber ebensowenig wie alle Repräsentanten derselben Tier- oder Pflanzengruppe gleich gut zur künstlichen Teilung geeignet sind, so gibt es auch tierische Eier, die schon vor jeder Furchung soweit differenziert sind, dass aus bestimmten Bezirken nur bestimmte Teile des wachsenden Embryo entstehen können. Eine Verallgemeinerung ist also auch hier nur in dem Sinne erlaubt, dass wir uns vorstellen, bei den in bezug auf die Teilbarkeit verschieden organisierten Eiern sei bei den nicht teilbaren die Differenzierung der Teile, und hier kann es sich nur um Teile des Protoplasmas handeln, schon vor der Reife erfolgt; bei der anderen Gruppe von Eiern erfolge die Differenzierung, das ist die Aufhebung der Teilbarkeit, erst später.

Wir müssen uns begnügen, darauf hingewiesen zu haben, dass ein weitgehender Parallelismus besteht in den Lebenseigenschaften der Entwickelungsstadien eines hoch organisierten Individuum und den verschiedenen Stufen im zoologischen System, welche seiner Sippe voraufgehen. Was *E. von Baer*, der grosse Embryologe, zuerst für die morphologische Seite der Frage ausgesprochen hat, gilt auch für die biologischen Beziehungen zwischen den Etappen in der Ontogenie und den Vertretern in der Phylogenie.

Wenn nun auch den höheren Tieren das Vermögen der Teilbarkeit allmählich verloren geht, so bleibt ihnen bis zu einer ziemlich hohen Stufe die Fähigkeit erhalten, verloren gegangene Teile wieder zu ersetzen. Einige Beispiele mögen genügen.

Schnecken bilden neue Fühler, wenn sie der alten verlustig gegangen sind. Wassermolche regenerieren verstümmelte Beine; Eidechsen wächst der abgebrochene Schwanz wieder. Ja sogar das verstümmelte Auge der geschwänzten Amphibien kann neu gebildet werden. Hier ist dem zum Fabulieren geneigten Hirn ein ergiebiger Stoff geboten, Ungeheuer von dem Range der Hydra mit den stets neu wachsenden Köpfen sich auszumalen, ohne dabei ganz und gar

den Boden der Wirklichkeit zu verlieren. Denn es kommt nur auf das geschickte oder minder elegante Operieren an, ob statt eines entfernten Beines bei unserem einheimischen Triton ein neues oder deren zwei entstehen sollen.

Was uns nun auf dem Gebiete der Regenerationserscheinungen, die im Vergleich zur Teilungsfähigkeit im Grunde genommen nur Flickarbeit sind, am meisten interessiert, sind wieder die Feststellungen, dass nicht allein mit dem steigenden Range im zoologischen System das Regenerationsvermögen abnimmt, sondern dass es sich vergrössert, wenn man von der erwachsenen Form rückwärts die Entwickelungsstufen des Embryo dem Experiment unterwirft.

Um hierfür ein prägnantes Beispiel zu wählen, sei das Folgende ausgeführt.

Frosch und Molch sind nahe Verwandte; der weniger entwickelte der Molch. Die Regenerationsfähigkeit der Gliedmaassen ist beim Molch geradezu erstaunlich; beim Frosch ist sie gleich Null. Operiert man dagegen an den Larven der Frösche, so zeigt sich, wie dies *Spallanzani* und *Barfurth* nachgewiesen haben, dass auch sie verstümmelte Beine neu bilden können.

Überblicken und ordnen wir die vorgebrachten Tatsachen, so hört an einer bestimmten Grenze die Teilbarkeit der Organismen auf; ein Abglanz derselben, die Regenerationsfähigkeit, bleibt noch eine Zeit lang erhalten, um schliesslich den höchsten Tieren verloren zu gehen. Aber auch hier ist die Fähigkeit der Regeneration in latentem Zustande noch vorhanden. Die Wirbeltiere mit Einschluss des Menschen bilden aus Ersatzzellen ihre Gewebe neu; wenn auch einem Krüppel für eine eingebüsste Gliedmaasse kein anderer als ein mechanischer Ersatz gegeben werden kann. Die ganze Wundheilung, die verschiedenen Kompensationserscheinungen, das Wachstum der Haare und Nägel unserer Oberhaut, das sind alles Regenerationserscheinungen, die in letzter Instanz, wie wir bald sehen werden, mit der Teilbarkeit der niederen Organismen in Beziehung stehen, wenn sich ihr Wert für die Erhaltung der Art auch verloren hat und nur noch den Zwecken des Individuum dient.

Schon ein oberflächlicher Vergleich weist die grossen Verschiedenheiten auf, welche zwischen der Teilbarkeit der belebten und unbelebten Welt bestehen. Alle Stoffe sind teilbar; die lebenden Wesen nur in engen Grenzen. Bei ihnen nimmt der Grad der Teilbarkeit mit der Differenzierung ihrer Zellen ab. Aber auch die theoretischen Vorstellungen über die Teilbarkeit der chemischen Stoffe lassen sich auf die lebenden Organismen nicht übertragen. Die Chemie hat es mit einheitlichen Stoffen zu tun; die lebenden Wesen sind Gemenge verschiedener Stoffe. Die Chemie kennt nur eine untere, theoretische Grenze der Existenzfähigkeit eines Stoffes; sie spricht von den denkbar kleinsten Teilen, den Molekeln, Atomen, Electronen; der Grösse der lebenden Wesen ist auch eine obere Grenze gegeben.

Ein Auflösen kleiner Krystalle zur Erzielung eines grossen, ein Zusammenschweissen von Metallen zu grossen Massen sind Vorgänge, die in der belebten Welt nicht nachgeahmt werden können. Ein Rattenkönig ist keine Einheit wie ein grosser Eisenblock.

Das absolute Maass der Existenzfähigkeit gewisser lebender Wesen kann ungemein klein werden. Es gibt Cokken von solcher Kleinheit, dass auf ein halbes Milligramm deren eine ganze Milliarde geht.

Der Unterschied zwischen den in den Bacterien vorhandenen chemischen Stoffen oder auch den sie aufbauenden Elementen, Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff ist der, dass diese Körper teilbar sind und wieder vereinigt werden können, während die lebenden Bacterien eine bestimmte, sehr eng begrenzte Grösse und eine geringe Teilbarkeit besitzen. Es ist leicht, ein Kilogramm Kohle darzustellen, ein lebendes Bacterium von einem entsprechenden Gewicht ist eine Unmöglichkeit.

Bei einem prinzipiell so wichtigen Unterschied fragen wir mit begreiflichem Interesse nach den Ursachen der Verschiedenheiten.

Die Teilbarkeit eines Stoffes setzt voraus, dass er durchaus gleichmässig aufgebaut sei. Da wir die wahren Grenzen der Teilbarkeit in der Chemie nicht kennen, so hilft die theoretische Vorstellung, die eine Molekel die denkbar kleinste Menge eines aus mehreren chemischen Elementen zusammengesetzten Körpers nennt, und ein Atom die kleinste Masse eines einfachen Elementes. Die natürliche Folge dieser Definitionen ist die Annahme, dass auf grob mechanischem Wege die chemischen Körper immer in eine Anzahl von Molekeln zerlegt werden und dass man zwar kleinere Mengen bei weitgehender Teilung, aber doch immer denselben Stoff erhält.

Das trifft bei der Teilung der lebenden Substanzen nicht zu, wenn wir verlangen, dass das Leben durch die Teilung nicht unterbrochen werden solle. Von mehrzelligen Wesen kann vorläufig nicht geredet werden; der Vergleich muss an der niedersten Form der lebendigen Materie der Zelle durchgeführt werden. Da springt denn sofort in die Augen, dass die lebende Substanz jener durchgreifenden Gleichartigkeit entbehrt, welche in einem chemisch reinen Körper vorhanden ist. Die lebende Zelle ist ein höchst kompliziertes Gemenge chemischer Körper und abgesehen von ihrer Struktur, die eine wesentliche Eigenschaft der lebenden Substanz ist, besteht sie aus Kern und Protoplasma. Erinnert man sich der Versuche über die künstliche Teilung der einzelligen Pflanzen und Tiere, so war das Hauptergebnis derselben: Einzellige Wesen sind teilbar; die Teile sind aber nur dann lebensfähig, wenn sie Protoplasma und Kern besitzen. Nun vergleiche man einen Hühnereidotter und einen gleich grossen Klumpen Salz. Der Hühnereidotter, der nur eine einzige Zelle darstellt, kann in sehr viele Teile zerlegt werden, und doch wird nur der von ihnen lebensfähig bleiben, der den Kern oder doch einen Teil von ihm enthält. Die Teilung des Klumpen Salz gibt auch in der kleinsten Menge immer noch Salz ohne Einbusse seiner Eigenschaften, während die Dotterstücke ohne Kern und die Kernstücke ohne Dotter nicht weiter leben können, sondern alle zugrunde gehen müssen.

Somit können auf die lebende Substanz die theoretischen Vorstellungen der Chemie über die Teilbarkeit chemischer, d. h. unbelebter Körper, nicht übertragen werden. Die lebende Substanz macht mit Bezug auf ihre Teilbarkeit früher Halt; sie hat es mit Zellen zu tun, die teilbar sind, deren Teilprodukte aber nur dann lebensfähig bleiben, wenn sie Kern und Protoplasma enthalten.

Es liegt aber auch wegen der engen Grenzen, in denen die Teilbarkeit eines lebenden Organismus möglich ist, kein Bedürfnis vor, der Beobachtung durch die theoretische Spekulation auszuhelfen. Wir sind im Gegensatze zur

Chemie bei der Teilung der lebenden Wesen imstande, die untere Grenze der Teilbarkeit durch das Experiment festzustellen.

Bei dem Infusionstier Stentor ist ein Teilstück, welches nur etwa noch $^1/_{60}$ der ursprünglichen Masse enthält, nicht mehr lebensfähig und auch nicht mehr imstande, die Leibesform wieder herzustellen, wie dies *Morgan* festgestellt hat. Nach den Untersuchungen von *Lillie* ist die Grenze sogar noch enger gesteckt. Ein Teilstück des Stentor mit $^1/_{27}$ ursprünglicher Masse war nicht mehr entwickelungsfähig. Fräulein *Florence Peebles* stellte als untere Grenze der Teilbarkeit für Polypen des Genus Hydra $^1/_{200}$ des ursprünglichen Volumen fest. *Driesch* und *Morgan* fanden für andere Arten von Polypen ähnliche Grenzen der Teilbarkeit.

Ein absolutes und ganz genaues Maass ist freilich durch diese Versuche nicht zu gewinnen, da die Körpergrösse der Polypen des süssen Wassers in sehr weiten Grenzen schwankt und, wie schon vorher angegeben wurde, nach dem Futterzustande derselben variiert.

Das hindert aber nicht, die Richtigkeit der Vorstellung über die engen Grenzen ihrer Teilbarkeit anzuerkennen. Ebenso ist für eine Anzahl von Eiern die Grenze der Teilbarkeit zu bestimmen versucht worden. Man schätzt sie für das Seeigelei auf $^1/_{16}$, bei Amphioxuseiern gar auf nur $^1/_8$ des ursprünglichen Volumen.

Die theoretischen Konstruktionen über die Teilbarkeit der chemischen Körper gelten also nicht für die lebende Substanz; wohl für die chemischen Körper, aus denen die lebende Substanz sich aufbaut. Die Teilbarkeit der lebenden Substanz ist ungemein beschränkt im Vergleich zur Teilbarkeit unbelebter Körper.

Dürfen wir somit diesen Punkt für erledigt halten, so bedarf die Erscheinung, dass die Teilbarkeit mit der höheren Stellung im zoologischen System abnehme, einer eingehenden Besprechung. Wir werden aber auch diese Seite der Frage einer befriedigenden Lösung entgegenführen können.

Da die Teilbarkeit zur Vermehrung der Individuen führt, so würde zuerst untersucht werden müssen, wie denn die Natur verfährt, um den Bestand der lebenden Wesen zu sichern und zu vergrössern.

Im Grunde genommen kennt sie nur eine einzige Form der Vermehrung, d. i. die der Teilung; denn die geschlechtliche Vermehrung ist nur eine Einrichtung, welche als Ausgleich dient für Abweichungen, die im Laufe der zur Vermehrung führenden Teilungen entstanden sind.

Fragen wir uns, wie die Nötigung zur ersten Teilung der lebenden Materie aufgetreten sei, so können vielleicht die folgenden Ausführungen als ein Versuch zur Lösung dieser Frage gelten.

Leben bedeutet Arbeit leisten. Die Kraft für die chemische, mechanische und geistige Arbeit gewinnt die lebende Substanz durch den Stoffwechsel. Eine andere Grundeigenschaft der lebenden Zelle ist die Fähigkeit zu wachsen. Eine grössere Zelle, sollte man meinen, müsste auch mehr Arbeit leisten können. Das ist nicht gerade nötig, da es auf die Natur der Zelle ankommt, wieviel Arbeit sie zu leisten fähig ist. Das Postulat wird sogar falsch, wenn die Zelle über ein gewisses Maass hinaus zu wachsen sich anschickt. Es würde bei unaufhaltsamer Grössenzunahme die atmende Oberfläche in ein ungünstiges Ver-

hältnis zur Masse treten. Dieser Zwangslage wird durch die Teilung abgeholfen, die neue Oberflächen schafft. Die Grenzen des Wachstums der Materie mit Oberflächenatmung sind demgemäss eng gezogen; die Masse zerfällt in kleinere Teile, die erst wieder zu einem Ganzen, einem zusammengesetzten Organismus verbunden werden können, wenn durch einen Circulationsapparat, die Fähigkeit zu atmen auch den innen gelegenen Zellen einer grossen Kolonie gegeben wird.

Die lebenden Zellen können somit über eine gewisse Grösse hinaus nicht erhalten bleiben.

Die Nötigung zur Teilung der lebenden Materie ist noch aus einem anderen Punkte zu verstehen, da es klar ist, dass mit der Zahl der Gelegenheiten, Nahrung zu finden, die Möglichkeit der Erhaltung und Vermehrung einer Art wächst. Im politischen Leben wäre das mit dem Bedürfnis zur Bildung von Kolonien vergleichbar.

Reicht der Nahrungsvorrat an dem ursprünglichen Wohnort zur Erhaltung der Art nicht aus, so muss sich der Trieb und die Fähigkeit zur Wanderung entwickeln, was natürlich nur durch Teilung der ursprünglichen Zellmasse erreicht werden kann. Diese Teilung würde geregelt durch das Prinzip der Zahlenvermehrung geometrischer Reihen, 1, 2, 4, 8, 16 etc. Aber noch ein anderes wichtiges Prinzip wirkt mit bei der Nötigung zur Teilung der belebten Materie: das Prinzip der Arbeitsteilung. Wie die menschlichen Beschäftigungen, die dem Einsiedler ungeteilt aufgebürdet werden, sich mit der Zeit auf gewisse Gruppen verteilen, sobald das Leben in Gesellschaft, dem Staat beginnt, so werden auch die Verrichtungen der ursprünglichen Tier- oder Pflanzenzelle in aufsteigender Entwickelung an verschiedene Zellgruppen übertragen. Als Ausdruck der Arbeitsteilung findet man dann nach der formalen Seite die Ausbildung der verschiedenen Gewebe, die, weil ihnen nur eine bestimmte Funktion obliegt, dem Bedürfnis sich besser anpassen können, als wenn vielerlei Leistungen von ihnen verlangt würden. Wie die einzelnen Handwerker ihr bestimmtes, nur ihren Zwecken dienendes Handwerkszeug haben und fortbilden, so ist auch die zu einer bestimmten Leistung geschickte Zelle specifisch gestaltet. Man kann an der Form sofort erkennen, ob man es mit einer Drüsen- oder Muskelzelle zu tun habe, ob die Drüsenzelle diesen oder jenen Stoff bilde und ausscheide, ob sich ein Muskel schnell oder langsam zusammenziehe. Auf tiefer Stufe der Entwickelung finden sich Übergänge zu diesem späterhin streng ausgebildeten Spezialistentum. So haben bei den Polypen Drüsen- und Muskelzellen sich noch nicht getrennt; beide Leistungen, die chemische und die mechanische, werden von einer Zelle bewältigt, was bei Wirbeltieren ganz ausgeschlossen ist.

Mit der Ausbildung der histologischen Zeichen der Arbeitsteilung geht eine andere Erscheinung Hand in Hand und wird mit der fortschreitenden Entwickelung immer deutlicher, d. i. die Aussonderung gewisser Zellgruppen, die von der Arbeitsteilung ausgeschlossen sind. Im Pflanzenreich und bei niederen Tieren so weit im Leibe der Individuen verbreitet, dass sie an vielen Stellen gefunden werden; bei den höheren Tieren streng örtlich gruppiert. Bei den Pflanzen hat man diese Zellgruppen, die imstande sind, Früchte zu bilden oder den Befruchtungsakt zu vollziehen, auch die embryonale Substanz genannt. Man will damit andeuten, dass es Zellen seien, die imstande sind, alle Gewebe, mit anderen

Worten, neue Individuen zu erzeugen. Bei den Tieren nennt man diese Zellgruppen die Geschlechtszellen. Der Unterschied ist auch hier ein durch den Fluss der Entwickelung bedingter; er geht erst allmählich in streng geschiedene Formen über und zeigt somit alle Übergänge zwischen der Anfangs- und Endform.

Selbstverständlich müssen gerade bei den höchsten Tieren die Geschlechtszellen am frühesten aus dem Zellenmaterial des befruchteten Eies gesondert werden, da sie ja der Arbeitsteilung keinen Tribut zu entrichten haben; und so hat es auch die Beobachtung bestätigt.

Es sondern sich somit bei den höheren Tieren die Zellen, welche den Bedürfnissen des Individuums dienen, von denen, welche die Art zu erhalten bestimmt sind; es zieht durch die Kette der Lebenden ein Grundstock undifferenzierter Zellen, von denen jedem Individuum eine gewisse Zahl zugeteilt wird. Sind diese Zellen weit verbreitet im Individuum, so ist das Individuum teilbar; sind die Geschlechtszellen in einem Organ zusammengelagert, so hört die Teilbarkeit des Individuums auf, wenn auch seine einzelnen Zellen fortfahren, sich zu teilen.

Die Teilbarkeit der Zelle hört nicht auf; die Teilbarkeit des Individuums hat mit dem Auftreten der Geschlechtszellen ihr Ende gefunden; die Geschlechtszellen sind ausschliesslich für die Vermehrung der Art bestimmt.

Will man sich ein Bild für diese Erscheinung machen, das ausserhalb der lebenden Welt sich bietet, so stelle man sich vor, ein Töpfer forme aus demselben Ton eine Reihe verschiedener Gefässe. Erst wenn die Formen fertig gebrannt sind, tritt ihre Verschiedenheit hervor; ein Umformen ist alsdann nicht mehr möglich, während aus dem plastischen Tonklumpen sowohl, wie aus dem bereits geformten Teller vor dem Brennen leicht ein Krug sich herstellen liess. Will ich neue Formen haben, so muss frischer Ton beschafft werden, die Ursubstanz aller Tongestalten.

So sind auch die Geschlechtszellen die Ursubstanz, aus der alle Gewebe eines Körpers hervorgehen können; die Gewebe selbst stellen etwas Fertiges, Bleibendes dar; sie sind nicht zur Erzeugung anderer Gewebe geeignet

Jetzt wird es klar, weshalb mit zunehmender Arbeitsteilung die Teilbarkeit der Organismen abnimmt und zuletzt aufhört. Die plastische Substanz, die zur Wiederherstellung nötig wäre, ist nicht mehr im ganzen Körper verbreitet. Die Virtuosität und Leistungsfähigkeit der Maschine hat zugenommen; ihre Reparaturfähigkeit ist eingeschränkt. Das eine hat das andere bedingt, so dass wir mit einigem Recht sagen können: Die Teilung bedeutet Leben; die Differenzierung bedingt den Tod. Denn bei allen Geschöpfen, die sich durch Teilung fortpflanzen, wird aus dem alten Leib mehr oder weniger in das neue Individuum mit übernommen. Hört die Teilbarkeit auf, ist die geschlechtliche Vermehrung, sei sie nun parthenogenetisch oder amphigon, die einzige Vermehrungsform, so stirbt das Individuum und die Art wird nur durch die Geschlechtszellen erhalten.

16. Kapitel.

Polarität und Heteromorphose.

Das Polaritätsprinzip der Pflanze findet darin seinen Ausdruck, dass die Spitze Sprossen und die Basis Wurzeln bildet. Mit der Ergründung der hierhergehörigen Erscheinungen haben sich vornehmlich *Duhamel du Monceau* im 18. Jahrhundert, im 19. Jahrhundert *J. Hanstein, J. Sachs, H. Vöchting, K. Goebel* u. a. beschäftigt.

Geht man die in der Literatur gesammelten experimentellen Beiträge zu dieser Frage durch, so ist in vielen Fällen eine Umkehr der Polarität scheinbar erreicht worden. Es ist aber auch möglich, alle diese Fälle in anderer Weise zu erklären, als es die meisten Beobachter versucht haben. Besonders lehrreich muss der von *Goebel* beschriebene Versuch (Exp. Morphologie p. 250) an der Wurzel von Taraxum officinale erscheinen. Wir greifen dieses Beispiel aus den zahlreich vorliegenden heraus und verweisen auf die Sammelberichte, wie sie *Morgan, Korschelt, Goebel* u. a. gegeben haben.

Die Wurzeln bilden am basalen Schnittende Laubsprosse und am apicalen Ende Wurzeln. Wird nun eine Wurzel vom Taraxacum officinale mit dem apicalen Ende nach oben eingepflanzt, und das basale durch eine Siegellackkappe verschlossen, so bildet sich am apicalen Ende unter der Spitze ein Laubspross und basalwärts dazu entstehen Wurzeln. Ist dann späterhin das basale Ende unter dem Siegellackverschluss abgefault, so bildet der stehen gebliebene Stummel einen neuen Adventivspross, der sich nach oben krümmt und am Licht kräftiger wird als der ältere am apicalen Ende entstandene.

Analysiert man die Summe dieser Erscheinungen, so ist es klar, dass die Lage des basalen Schnittes offenbar verlagert werden kann, ohne die vorhandene Polarität zu ändern, d. h. es entstehen am basalen Ende des verschieden langen Wurzelstückes Laubsprosse.

Im gebogenen Taraxacumwurzelstück waren nun zweierlei Hemmungen eingeführt worden, wodurch die anfängliche Einheit in zwei, zwar zusammenhängende, aber in ihrem Gebaren völlig getrennte Teile zerlegt wurde. Am unversehrten apicalen Ende hinderte das Licht die Wurzelbildung; basal dazu trat Laubsprossentwickelung auf; das ist der rechts aufwärts gebogene Teil der Wurzel. Man sieht in ihm vor den Laubblättern noch die verkümmerte Wurzelspitze.

Das links gelegene basale Stück war durch den Siegellackverschluss an der Sprossbildung gehindert, während die Wurzelbildung in apicaler Richtung ungehindert weiter ging. Als die Hemmung durch Abfaulen des basalen Endes in Wegfall gekommen war, trat hier Laubsprossbildung auf. Dass die ursprüngliche Polarität nicht geändert, sondern nur verdeckt war, erwies sich aus dem stärkeren Wachstum des jüngeren Laubsprosses B am basalen Ende. Es folgten sich an dem Versuchsobjekt jetzt am basalen Ende beginnend: verkümmerte Wurzelspitze, Laubspross; Wurzeln, Laubspross. Derartige Zerlegungen ursprünglicher Einheiten in mehrere sind hinlänglich aus dem klassischen Beispiel älterer

Weidenstecklinge bekannt. Auf ihrer Möglichkeit beruht es, dass man solche Stecklinge umgekehrt einpflanzen kann. Aber auch in diesem Falle ist die

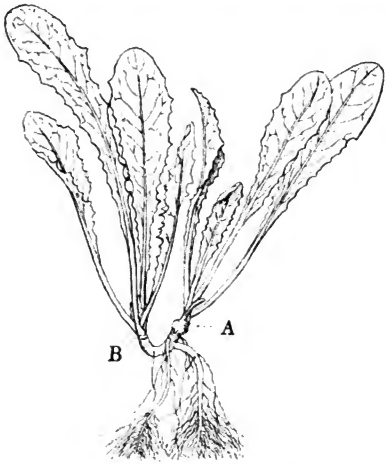


Fig. 78.
Wurzelstück von Taraxacum officinale mit Regeneration. Siehe S. 119. A apicales Wurzelende, B Adventivspross am basalen Wurzelende.
Nach *Goebel*, Exp. Morphologie, pag. 250.

Polarität nicht dauernd zu verändern, wie das deutlich aus dem vorzeitigen Absterben solcher Stecklinge hervorgeht.

Die Polaritätsänderungen an einzelligen Pflanzen, wie sie von *Noll* und *Winkler* an Bryopsis mucosa, an Polysiphonia von *Tobler*, an Caulerpa prolifera von *Janse* ausgeführt wurden, sind mit den Erscheinungen echter Polarität an anderen Einzelligen unter demselben Gesichtspunkt zu beurteilen, wie die Erfahrungen über Isotropie und Anisotropie tierischer Eier. Wenn die Polarität geändert werden kann, so ist die Anordnung im Protoplasma so labil geblieben, dass äussere Bedingungen mit Leichtigkeit die Spitze zur Basis und die Basis zur Spitze umwandeln, wie bei Bryopsis, oder die Anordnung an einem Pole ist eine labile, wie bei Caulerpa, wo apical verletzte und umgekehrt in den Schlamm eingegrabene Pflanzen am apicalen Ende neue Wurzeln treiben. Bei denjenigen einzelligen Pflanzen dagegen, deren basales Ende nicht mit dem apicalen vertauscht werden kann, ist die Protoplasmastruktur der Zelle so stabil geworden, dass die Abänderung der äusseren Bedingungen die ererbte Anordnung der Teile nicht mehr zu ändern imstande ist.

Das Gesagte kann freilich nicht den Anspruch auf eine befriedigende Erklärung machen, da wir ja nicht imstande sind, die Teile der polarisierten Zelle,

welche apicale Eigenschaften haben, von denen mit basalen Eigenschaften zu trennen. Man würde am ehesten hier noch mit der Vorstellung dem kausalen Bedürfnis genügen, wenn man, wie ich dies früher getan, die kleinsten Teile sich polarisiert dächte.

Nachdem *Sachs* die ersten experimentellen Arbeiten über die Einwirkung äusserer Bedingungen auf das Wachstum der Pflanzen geliefert hatte, führte *Vöchting* seine bedeutungsvollen Versuche über die Teilbarkeit im Pflanzenreich und die Wirkung innerer und äusserer Kräfte auf Organbildung an Pflanzenteilen aus.



Fig. 79.
Junges Zweigstück von Salix viminalis aufrecht hängend. a Spitze, b Basis. Nach *Vöchting* in *Pflueger*'s Arch. 15, 1877, Fig. 1, pag. 157.

Zerschnittene und entblätterte, senkrecht aufwärts gewachsene junge Zweige von Salix viminalis bilden in dem für die Versuche günstigsten Monat Juli unten neue Wurzeln, oben wachsen die vorhandenen Knospenanlagen zu Laubsprossen aus. Das Umgekehrte tritt ein, wenn der Zweig verkehrt aufgehangen wird, so dass seine einstige Spitze nach unten gerichtet ist. Der abgeschnittene Zweig treibt an seinem einstigen unteren, jetzt aber nach oben gerichteten Ende neugebildete Wurzeln und unten wachsen die dem Schnitt nahe gelegenen Knospen zu Laubsprossen aus. Der abgeschnittene Zweig ist somit polar differenziert; die Veränderung der Lage vermag daran nichts zu ändern.

Ringelschnitte wirken auf einen Zweig der Weide, als wenn ausser der Rinde, Weichbast und Cambium auch der Holzkörper durchschniten wäre. Der durch den entblössten Holzteil noch zusammengehaltene geringelte Zweig erzeugt somit oberhalb und unterhalb des Schnittes Laub und Wurzeln: genau so, als wenn zwei völlig getrennte Zweigstücke aufeinander gestellt wären.

Internodialstücke, also kleine von Knospen freie Stengelstücke der Weide oder krautartiger Pflanzen wie Heterocentron diversifolium erzeugen keine neuen Laubsprosse, sondern nur neue Wurzeln.

Andere Pflanzen, wie die Begonien, bilden aber auch Adventivknospen an Internodialstücken; ihre Regenerationsfähigkeit geht also weiter als bei den vorhin genannten Species.

Da auch längsgespaltene Zweige sich mit Bezug auf die Regeneration ähnlich verhalten, so schliesst *Vöchting* mit Recht, dass auch im kleinsten Zweigstücke, soweit es nur eine Gruppe intakter Cambialzellen enthält, die Fähigkeit zur Erzeugung einer ganzen Lebenseinheit vorhanden sein muss. Man muss aber hinzufügen, dass diese hohe Regenerationsfähigkeit nur bei gewissen Pflanzen, z. B. den Begonien, vorhanden ist, bei anderen, wie der Weide, aber nicht. Denn die jungen Zweige sind wohl imstande, Wurzeln neu zu bilden, sie vermögen aber keine Adventivknospen für Laubtriebe anzulegen und zu entwickeln.

Die Erfahrungen an älteren, mindestens einjährigen Zweigen lehren, dass die an jungen Zweigen neugebildeten Wurzeln schon im Laufe des ersten Jahres auch ohne äussere Einwirkungen Adventivwurzeln bilden, die aber als kleine, äusserlich völlig unsichtbare Anlagen in der Rinde verborgen bleiben.

Somit ist auch an den jungen Zweigen nichts neugebildet worden, was nicht im Laufe der Zeit von selbst entstanden wäre.

An der zur Erläuterung der Wachstumsverhältnisse des einjährigen abgeschnittenen Zweiges von Salix viminalis hier abgebildeten *Vöchting*'schen Figur ist das Folgende zu sehen.

Der Zweig ist verkehrt aufgehangen, im Gegensatz zu dem aufrechten jungen Zweig der Fig. 79. Trotzdem sind die Laubknospen an dem ursprünglichen Spitzenende am längsten geworden und was besonders bemerkenswert ist, stark aufwärts gekrümmt. Gegen die aufwärts gerichtete, also umgekehrt orientierte Basis hin, nimmt die Energie in der Entfaltung der angelegten Laubknospen ab und die der Wurzelanlagen zu.

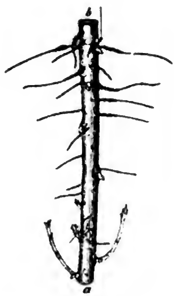


Fig. 80.

Einjähriges Zweigstück von Salix viminalis, verkehrt hängend; a Spitze, b Basis.
Nach *Vöchting* in *Pflueger*'s Arch., Bd. 15, 1877, Fig. 3, pag. 162.



Fig 81.

Wurzelstück von Populus pyramidalis; a Spitze, b Basis.
Nach *Vöchting* in *Pflueger*'s Arch., Bd. 15, 1877, pag. 167, Fig. 4.

An abgeschnittenen Wurzeln verhält sich das Regenerat der Spitze gegen das an der Basis umgekehrt, wie an den Zweigen. Die abgeschnittene Wurzel erzeugt an ihrem apicalen Ende Wurzeln, an dem basalen Knospen, wie dies Fig. 81 eines abgeschnittenen Wurzelstückes von Populus pyramidalis illustriert.

Es scheint aber, als ob die Herrschaft über die willkürliche Erzeugung von Laub und Wurzel an einem isolierten Pflanzenteil nicht ganz so weit gehe, als *Vöchting* dies annimmt. Ganz richtig ist, dass der Ort derjenigen Gebilde, welcher ein isolierter Pflanzenteil zu seiner Ergänzung, zu einer vollständigen Lebenseinheit bedarf, von der Begrenzung dieser Einheit abhängt. Aber unsere Gewalt ist nicht so gross, dass wir an einem zu kleinen Stück ausser Wurzeln auch noch Laubsprosse und bei Umkehrung eines Zweig- oder Wurzelstückes eine Abänderung der Anlagen erzeugen könnten; die Orientierung der Laubsprosse gegen die Spitze und der Wurzeln gegen die Basis bleibt stets erhalten; wir können durch unseren Eingriff die Ausbildung einer neuen Pflanzen-

einheit nur in einer Richtung verschieben, aber nicht umkehren. Apical entstehen Laub-, basal Wurzelsprosse.

Wie im Tierreich, so ist auch bei den Pflanzen die Fähigkeit zur Regeneration in verschieden hohem Grade vorhanden. In den meisten Fällen bleibt nur dem Cambium die Wiedererzeugungskraft erhalten; in anderen Fällen geht aus sekundärer oder primärer Rinde, wie bei Phytolacca decandra oder Cocculus laurifolius, Cambinalgewebe hervor. Bei manchen Cacteen, Melastomeen u. a. bilden sich in Rinde und Mark Gefässbündel mit regenerationsfähigem Cambium; die Blätter der Begonia Rex können aus Epidermiszellen neue Pflanzen treiben.

Zeigte sich bei den oben vorgeführten Versuchen *Vöchting's* und seiner Vorgänger, namentlich *J. Sachs* und *Hanstein*, dass man durch Zerteilung von Pflanzen eine Vermehrung erzielen könne ohne Umkehr der Orientierung, so können unter geeigneten Bedingungen Ausfallserscheinungen hervorgerufen werden, die eine Umkehr vortäuschen.

Bei Lepismium radicans entstehen an hängenden oder aufrechten Stengeln regellos verteilte Luftwurzeln; an horizontal auf dem Boden liegenden Sprossen sitzen sie gewöhnlich an der Unterseite. *Vöchting* wies nun nach, dass die Wurzeln stets nur auf der Schattenseite entstehen. Belichtung von oben erzeugt auf einem horizontalen Spross Wurzeln an der Unterseite, Belichtung von unten auf der Oberseite. Das Licht unterdrückt also die Neubildung; es hemmt aber auch die Entwickelung vorhandener Wurzel-Anlagen.

Bei senkrecht in einem verfinsterten, feuchten Raume aufgehangenen Stücken der vier Monate alten Zweige von Salix grandifolia bildeten sich aufwärts an dem apicalen Ende Laub-, am basalen Ende abwärts gerichtet Wurzeltriebe. Die Zweige, welche an dem von *Sachs* konstruierten Apparat in horizontaler Lage in langsame Drehung um ihre Längsachse versetzt wurden (eine Drehung in 25 Minuten), bildeten bei Ausschluss des Lichtes wie an senkrecht stehenden Zweigstücken ringsum Laub- und Wurzelsprosse; die Laubsprosse am apicalen, die Wurzeln am basalen Ende.

Somit ist durch diesen Versuch an der Orientierung der Laub- und Wurzeltriebe gegen Spitze und Basis nichts verändert worden; nur hat die Schwerkraft die Neubildungen der Laubsprosse an der Unter- und die der Wurzeltriebe an der Oberseite unterdrückt.

Bei anderen Pflanzen, wie bei Zweigstücken mancher Cacteen, hindert die Umkehrung nicht die Entwickelung von Wurzeln an der im Versuch dem Licht zugewandten Basis; sie krümmen sich aber alsbald nach abwärts, wie ja auch am umgekehrten Weidenzweig sich die Wurzeln abwärts und die Laubsprosse aufwärts richten. Der Versuch, aus umgekehrten mit der Spitze in Erde eingepflanzten Zweigstücken der Cacteen Laubsprosse in der Erde zu entfalten, schlägt fehl; das in die Erde versenkte Stück fault ab. Bringt man das Stück wieder in die normale Lage, so dass die Spitze in die Luft ragt, so bildet es jetzt an der Spitze Laubtriebe.

Umgekehrte kräftige Weidenzweige sprossen wohl, gehen aber mit Ende des ersten Sommers ein, so dass es noch nicht gelungen ist, den Gegensatz von Spitze und Basis dauernd in sein Gegenteil überzuführen. Selbst umgekehrt verpflanzte Lyciumzweige blieben nur zwei Jahre lebensfähig.

Wie die Ringelung eines Zweiges der Weide und anderer Pflanzen Wurzeln oberhalb der Rindenwunde und unter ihr Laubsprosse zur Entwickelung bringt, so erzeugt auch die starke Krümmung von Zweigen starke Laubsprosse am Gipfelpunkt der Krümmung. Der absteigende Schenkel wird wegen der Spannung auf der konvexen und wegen der Pressung auf der konkaven Seite schlechter ernährt; es entstehen bei vielen Pflanzen an diesem abwärts gerichteten Bogenteil statt kräftiger Laubsprosse Blüten: eine Erfahrung, die in der Obst- und Weinkultur schon seit langer Zeit zur Erhöhung der Erträge ausgenutzt wird.

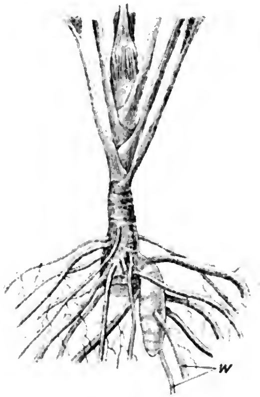


Fig. 82.
Cordyline terminalis; an dem Sprossteckling hat sich rechts an der Basis eine neue Rhizomknolle mit den Wurzeln W gebildet.
Nach *Goebel*, Exp. Morph., Fig. 89. pag. 185, 1908.

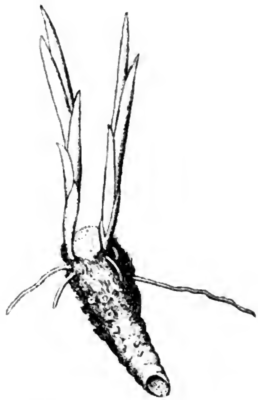


Fig. 83.
Iris pseudacorus; Rhizomstück, dessen Wurzeln und Spitze entfernt war. Zwei Seitenknospen am apicalen Ende haben ausgetrieben und einige Wurzeln sind neu entstanden.
Nach *Goebel*, Exp. Morph., Fig. 119, pag. 229.

Wie *Goebel* anführt, enthält der abwärts gebogene Teil eines wachsenden Zweiges späterhin weniger Aschenbestandteile als der aufsteigende, so dass die Annahme einer Ernährungsstörung gesichert erscheint.

Von Änderungen, die durch äussere Mittel in der Form der Pflanzen hervorgebracht werden, seien von vielen noch folgende erwähnt.

Bei Cordyline terminalis werden Rhizome an der Basis der Keimpflanze als Seitensprosse angelegt. Wird die Basis eines Stämmchens entfernt und der Rest gesteckt, so entsteht basal ein neues Rhizom aus einer ruhenden Knospe.

Schneidet man den Hauptspross ab, so entwickelt das Rhizom, wenn es als Steckling benutzt wird, beblätterte Triebe und Wurzeln, während es sonst im weiteren Verlauf nur Wurzeln entwickelt hätte.

Dasselbe gilt auch von vielen anderen Arten.

An einem Rhizomstück von Iris pseudacorus werden alle Wurzeln und die Spitze entfernt. Dann entwickeln sich aus Knospen am apicalen Ende neue Laubsprosse, und dicht darunter entstehen neue Wurzeln. Es haben sich also auch bei dieser Pflanze an Wurzeln unter veränderten Bedingungen Laubsprosse neu gebildet.



Fig. 84.

Zwei Pflanzen von Phlox paniculata; bei der linksstehenden war während des Knospenstadium die Infloreszenz entfernt worden, bei der rechtsstehenden ausserdem noch ein Stück der Sprossachse. An der zweiten stärker verstümmelten Pflanze ist nicht wie bei der anderen aus den unter der Infloreszenz stehenden Achselknospen ein neuer Blütenstand entstanden, sondern Stengel, die zuerst gewöhnliche Laubblätter und dann nach der Spitze zu die für die Infloreszenzen charakteristischen kleinen Hochblätter tragen.

Nach *Goebel*, Exp. Morphologie, pag. 189.

Wenn Phlox paniculata des Blütenstandes im Knospenstadium beraubt wird, so treiben die nächsten Achselsprossen einen neuen Blütenstand, der charakteristische, kleine Hochblätter trägt. Wird ausser dem Blütenstande noch ein Stück der Sprossachse mit den grossen Laubblättern abgeschnitten, so entstehen aus den treibenden Knospen am Stengel zuerst Laubblätter und weiter apical dann Hochblätter und der Blütenstand.

Bei näherem Zusehen erweisen sich diese Verschiedenheiten der Formgestaltung unter veränderten äusseren Bedingungen als Umwandlungen embryonaler Substanz, die unter veränderten äusseren Bedingungen die entsprechenden, auch an der normalen Pflanze vorkommenden Formen annimmt.

Hierher gehören auch die von *Klebs* studierten Abänderungen an Veronica chamaedrys, deren Infloreszenz als Steckling benutzt wurde. Es entwickelten sich in den Achseln der kleinen Hochblätter Zweige mit Hochblättern und in ihren Achseln je ein Blütenknöspchen. Zugleich nahmen aber auch die alten Hochblätter an Grösse zu. Die Grösse der Blätter ist aber, wie man leicht an jungen wachsenden Bäumen nachweisen kann, leicht zu variieren. Ich zog vor vielen Jahren einen Rosskastanienbaum und erhielt durch Entfernen der Mehrzahl der Blätter eine Grösse der stehenbleibenden wenigen, welche die Grösse normaler Blätter um ein Vielfaches übertraf.

Die Experimente zur Prüfung der Frage der Polarität bei Wirbeltieren gehen auf *R. G. Harrison* in erster Linie zurück, nachdem *Born* das Bestehen der Polarität nach seinen Versuchen geleugnet hatte. Mir scheinen aber mit Bezug auf diesen Punkt *Born*'s Versuche nicht beweisend zu sein. Denn ein Experiment, wie das Einheilen eines umgewendeten Stückes Bauchwand kann nicht das nötige Beweismaterial liefern. Aus den lang geübten Transplantationsversuchen der Chirurgen zum Ersatz einer Nase aus der Stirnhaut ergibt sich mit aller Sicherheit, dass der in der Verbindungsbrücke gedrehte Hautlappen seine Nerven anfangs zwar behält und demzufolge falsch lokalisiert. Die berührte, neugeschaffene Nase projiziert nach der Operation Reize in die Stirngegend, weil sie von ihren alten Nerven versorgt wird. Wenn später die durchschnittenen Nerven durch die Narbe hindurch in die neue Nase hineingewachsen sind, so wird jeder Reiz an dem transplantierten Stirnlappen als eine Berührung der Nase empfunden. Daraus ergibt sich, dass die Polarität invertierter Hautstücke einfach eine Funktion zuerst der alten und dann der regenerierten Nerven ist, und dass die Lage der Haut selbst dabei gar nicht in Betracht kommt. Denn nach der Anheilung des Lappens tritt ja keine Änderung seiner Lage mehr ein: und doch ist die Lokalisation der Reize später eine total verschiedene als anfänglich.

Für die Beurteilung der Sachlage scheinen mir von ganz besonderem Belang die Beobachtungen zu sein, die *W. Harms* in neuerer Zeit über die Regeneration abgeschnittener Amphibien- und Amphibienlarven-Schwänze gemacht hat. Seine Feststellungen ergänzen das von *Fraisse*, *Barfurth* und *Harrison* bereits Gefundene, so dass die Art der Regeneration des Rückenmarks und seiner Nerven in abgeschnittenen Wirbeltierschwänzen erst gegen Ende der Regeneration sich verschieden verhält. Nach *Fraisse* wird der regenerierte Eidechsenschwanz aus dem erhaltenen caudalen Spinalganglion und den zugehörigen motorischen Ganglienzellen und Nerven versorgt.

Das neugebildete Rückenmark, caudal von dem Schnitt, der den alten Schwanz abtrennte, bleibt rudimentär. Die Verhältnisse sind übersichtlich in Figur 85, einer von *Fraisse* gegebenen Abbildung, nach einem Längsschnitt durch Teile des alten und regenerierten Eidechsenschwanzes wiedergegeben.

Der Schnitt lag bei S; was in der Figur dazu nach oben liegt ist alt; das nach unten Gelegene ist neu gebildet. Daher ist in dem alten oberen Teil

die Wirbelsäule knöchern; im unteren regenerierten Teil knorpelig und ungegliedert. Das Rückenmark, R, ist in dem alten Teil dick, im neuen dünn, mit einer starken Erweiterung des Centralkanals an dem Übergang der beiden Abschnitte. Im alten Teil sind die Muskeln länger und breiter, die Schuppen

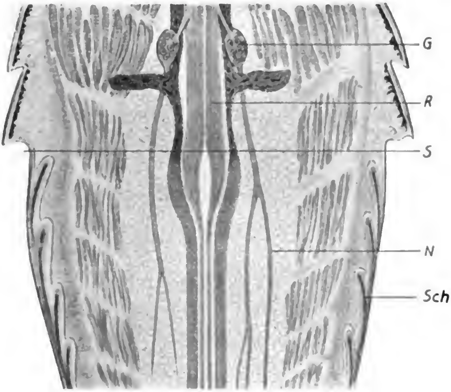


Fig. 85.

Längsschnitt durch die Übergangsstelle des normalen in den regenerierten Schwanzteil von Lacerta agilis.

Nach *Fraisse*, Die Regeneration von Geweben und Organen etc. Cassel u. Berlin, Th. Fischer, 1885, Tafel III, Fig. 4.

ausgebildet; während sie im neuen Teil erst als taschenartige Einstülpungen, Sch, in Bildung begriffen sind. Wenn auch das knorpelige Rückenmarksrohr ungegliedert ist, so ist doch die Muskulatur durch Bindegewebssepten gegliedert.

Das wichtigste Verhalten zeigt das letzte alte Spinalganglion, G; da aus ihm die Nerven für alle neugebildeten Metameren entspringen und trotz der Muskel und Bindegewebsgliederung keine neuen Spinalganglien vorhanden sind.

Vergleicht man die Angaben *Fraisse*'s über die Regeneration bei den Urodelen, so findet sich eine bemerkenswerte Verschiedenheit. Bei den Urodelen entstehen sowohl bei den Larven als bei metamorphosierten und ausgewachsenen Tieren nach Vertümmelungen des Schwanzes die motorischen und sensiblen Ganglienzellen und ihre Nerven in jedem Metamer neu, nachdem das Rückenmark wieder ausgewachsen ist. Es würde somit der Urodelentypus den embryonalen Zustand in der Regeneration wiederholen und der Vorgang bei den Eidechsen sich weit davon entfernen.

Nach *Harrison* nehmen mit Bezug auf die Regeneration des Rückenmarks und seiner Nerven im neugebildeten Schwanz (Rana palustris und Rana virescens) die Anurenlarven eine Mittelstellung ein. Wenn auch nicht alle Spinal-

ganglien wieder ersetzt werden, so innerviert doch nicht allein das letzte caudal erhaltene Ganglion den ganzen regenerierten Schwanz wie bei den Eidechsen.

Nun hat *Harms* nachgewiesen, dass bei jeder Regeneration zuerst wie bei den Eidechsen von dem unversehrt erhaltenen caudalen Stück Rückenmark und dem entsprechenden Spinalganglion alle neugebildeten Teile des verstümmelten Schwanzes innerviert werden. Bei den Amphibien entstehen dann neue Spinalganglien und neue motorische Nerven in metamerer Anordnung aus dem regenerierten Rückenmark. Diese neugebildeten Nerven verdrängen die provisorisch für die Innervation ausgewachsenen Nerven des unversehrt gebliebenen Rückenmarks. Festgestellt wurde dies Ergebnis durch anatomische Untersuchung und durch einen einfachen Versuch bei Amphibienlarven und erwachsenen Urodelen.

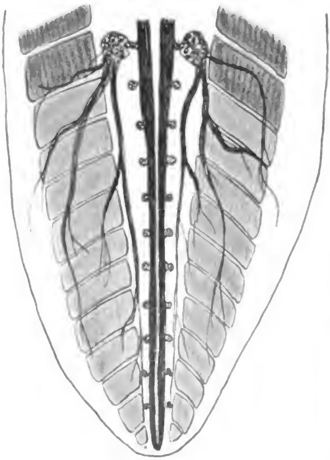


Fig. 86.
Von *W. Harms* entworfen und gezeichnet.

Reizt man mechanisch einen neugebildeten Tritonenschwanz, so zucken die Schwanzmuskeln; schneidet man den regenerierten Teil ab, so bleiben Reize an ihm erfolglos. Erst wenn die neuen Ganglien mit den sensiblen Nerven und ebenso die motorischen Nerven aus dem regenerierten Rückenmark fertig gebildet sind, reagiert der caudal vom letzten alten Spinalganglion abgetrennte regenerierte Schwanz auf mechanische Reize. Vorher lagen somit die Innervationscentren im alten Schwanzteil; nunmehr finden sie sich im neugebildeten Teile selbst.

Die beigegebene, nach Präparaten von *W. Harms* entworfene Fig. 86 zeigt die alten dunkel gehaltenen und die regenerierten hellen Myomeren des vierzehn Tage zuvor abgeschnittenen Schwanzes. Das Rückenmark ist unter dem Zwange des angestrengten Schwimmens bis zur Spitze des Schwanzes regeneriert und hat schon neue Spinalganglien entwickelt.

Die Innervation des Schwanzes wird aber von den Nerven geleistet, die aus dem caudalen Teile des alten Rückenmarks und dem zugehörigen Spinalganglion stammen; die aus dieser Gegend ausstrahlenden Nerven ziehen bis zur Spitze des Schwanzes. Bei länger am Leben erhaltenen Versuchstieren gehen diese neugebildeten Nerven wieder ein und werden durch metamer angeordnete ersetzt.

Prüft man die Experimente *Harrison*'s, so ergibt sich das Folgende: Zwei durch Abschneiden der Schwanzstummel und nachfolgende Verwachsung der Wundflächen vereinigte junge, äussere Kiemen tragende Froschlarven wurden

zwei Tage später durch Schnitt so getrennt, dass an dem einen Tier ein Stück vom Schwanz des anderen erhalten blieb. Dies Stück war somit umgewendet und seine Polarität verändert, so dass die Myomeren im Schwanze des Haupttieres caudalwärts und die des gepfropften Schwanzteiles oralwärts die Öffnung des Winkels hinwandten. Nach etwa 60 Tagen war der Schwanz regeneriert. Die Lagerung der alten Muskeln ist dieselbe geblieben, aber die neu gebildeten sind nicht so normal geordnet wie an Schwänzen, die sich nach einfachem Schnitt regeneriert haben. Nur im distalen Teil ist die regelrechte Anordnung der Muskelplatten zu V-förmigen, einst caudal, jetzt oral offenen Muskelsegmenten zu erkennen. Die Innervation geht von der Gegend der alten Myomeren aus. In manchen Fällen, die früher abgebrochen und in Schnittserien zerlegt wurden, konnte dies sicher nachgewiesen werden.

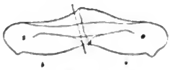


Fig. 87.

Zwei Tage nach der Verheilung der Schwanzenden. Anlage des neuen Schnittes durch den Schwanz des Komponenten b.

Nach *R. G. Harrison*, Arch. f. Entw.-Mech. 7, 1898.

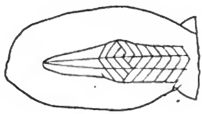


Fig. 88.

Neun Tage nach der Trennung. Ebenda.

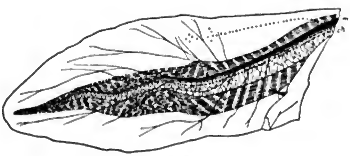


Fig. 89.

92 Tage nach der Trennung. m Rückenmark, ch Chorda, Seitenlinie punktiert. Ebenda. Die Figuren 86, 87 u. 88 sind nach den Originalen verkleinert.

Die Muskeln waren von den alten neugebildet worden. Es wird aber einer nochmaligen Untersuchung bedürfen, um genauen Aufschluss darüber zu erlangen, inwieweit sich die Teile des Pfropfstückes und des alten Schwanzes dabei beteiligt haben. Dann wird man noch besser beweisen können, wozu sich *Harrison* schon jetzt bekannt hat, dass der neugebildete Schwanz seine Polarität nicht gewechselt hat. Denn die Form der alten Muskelplatten ist nicht verändert worden und die Innervation der neuen ist sicher von dem Rückenmark des Haupttieres abzuleiten.

Die Frage, ob nicht an dem umgedrehten Schwanz ein neuer Rumpf hätte entstehen müssen, ist nicht diskutabel; da die Differenzierung der Teile zu Anfang des Versuchs soweit gediehen war, dass hierzu keine Möglichkeit mehr vorlag. Die Polarität ist aber nicht geändert worden, weil die neuen Teile aus

indifferentem Gewebe entstanden und das alte seine Polarität gar nicht aufgegeben hat.

Gegen die Umkehrung der Polarität bei den Heteromorphosen hatte ich schon 1894 (Sitz.-Ber. d. Niederrh. Ges., 5. November 1894) Bedenken ausgesprochen. Es ist nicht dasselbe, ob ein Kopf an einem Hinterende oder ein Schwanz an einem Vorderende sprosse, wie die daraus abgeleitete Annahme eines Wechsels der Polarität. Die Heteromorphose ist eine durch Beobachtung festgestellte Tatsache; die Umkehrung der Polarität dagegen eine Annahme[1]).

Der fertige Organismus hat an allen Stellen seines Leibes embryonale Zellen, die entweder wie die Geschlechtszellen das Ganze neuzubilden imstande sind, oder, wie die Keimschicht der Epithelien, nur Zellen von ihrer Art. Embryonale Zellen sind amöboid und auch ältere Zellen können in den amöboiden Zustand zurückkehren. Von Polarität einer amöboiden Zelle zu reden, wäre ein Unding. Solange also nicht in jedem einzelnen Falle die Änderung der Polarität direkt an den Zellen nachgewiesen wurde, wird man sich der Behauptung enthalten müssen, es liege eine solche Veränderung vor.

Zu der Umkehr der Polarität bei den Versuchen *Loeb*'s an festsitzenden Polypen hatte ich das Folgende angeführt:

„Ob es erlaubt sei, nach diesen Versuchen jede Orientierung im Polypenleibe zu leugnen, scheint mir vorläufig unentschieden. Die Teilstücke müssen so lange hungern, bis sich ein neuer Mund gebildet hat. Lässt man Polypen verhungern, so werden sie nicht allein leichter, sondern schrumpfen allmählich mehr und mehr ein, bis schliesslich auch der letzte punktförmige Rest ihres früheren Leibes völlig verschwindet. Sie zehren von ihrem eigenen Körper, wie die Kaulquappe ihren Schwanz verzehrt."

„In beiden Fällen geht unter dem Einflusse äusserer Bedingungen eine grosse Zahl von Zellen zugrunde und dient anderen zur Nahrung. Einem regenerierten Polypen kann man aber nicht ohne weiteres ansehen, welche von seinen alten Zellen erhalten geblieben sind, und welche neu gebildet wurden. Es wäre denkbar und könnte vielleicht durch eingehende microscopische Untersuchung der einzelnen Stadien im Laufe der Regeneration nachgewiesen werden, dass der Polyp mit veränderter Polarität seines Leibes eine totale Neubildung darstellt, hervorgegangen aus der Teilung und dem Wachstum seiner intermediären Zellen. Die intermediären Zellen sind amöboid, haben keine histologisch differenzierte Form, können auf Grund ihrer Ortsbeweglichkeit ihre Richtung ändern. Wenn demgemäss in einem fertigen Organismus die Gewebezellen im Raume orientiert sind, wie das Ganze ein Vorn und Hinten, Rechts und Links, Aussen und Innen aufweisen, so wird man von den zur Regeneration des Ganzen und seiner Teile bestimmten intermediären, amöboiden Zellen eine Orientierung im Raum nicht erwarten können. Die Orientierung der geweblich differenzierten Zellen bedingt die Orientierung des ganzen Tieres. Daraus folgt aber nicht, dass die regenerationsfähigen Zellen schon vor der

[1]) In demselben Sinne hat sich auch *Vöchting* mit Bezug auf die Versuche an vielzelligen Pflanzen ausgesprochen. Dort gehen die Heteromorphosen aus bereits vorhandenen oder aus Adventivknospen hervor.

Umwandlung zu bestimmten, und für den Kampf mit der Aussenwelt histologisch differenzierten Gewebezellen orientiert seien. Diese Zellen orientieren sich erst unter dem Einfluss der äusseren Bedingungen zur Zeit ihrer geweblichen Differenzierung. Es ist daher verständlich, wenn eine frei lebende Form, wie der Süsswasserpolyp, am verletzten Kopfpol stets das Kopfende neu bildet. Hier fehlt die Möglichkeit der Variation der äusseren Bedingungen, die bei der sessilen marinen Form je nach der eingenommenen Zwangslage wirken können, so dass oben immer ein Kopf, unten immer ein Fuß entsteht, mag auch die Polarität vor der Verletzung eine entgegengesetzte gewesen sein."

Jacques Loeb hat, an die Beobachtungen *Ch. Bonnet*'s anknüpfend, die Vorgänge bei der Regeneration niederer Tiere, welche unter scheinbarer Änderung der Polarität einhergehen, näher untersucht und dafür den Namen Heteromorphose eingeführt [1]). Dieses Gebiet ist seit *Loeb*'s Veröffentlichung vielfach bearbeitet worden.

Es kann keinem Zweifel begegnen, dass sowohl die fehlenden Teile bei der Regeneration ersetzt, als dass auch die zurückgebliebenen verdoppelt werden können. Man wird deshalb sich die Frage vorlegen, ob die Regeneration in allen Fällen nach denselben Grundlinien verlaufe, oder ob es Abweichungen gebe, welche nach Belieben des Experimentators die äussersten Gegensätze zu liefern imstande sind.

Schon *Bonnet* machte die wichtige Entdeckung, dass bei der einen Art von Regenwürmern die entfernten Teile regelrecht wieder wachsen. Bei einer anderen Art aber entstand an Stücken aus der Leibesmitte an beiden Enden ein Schwanz. Das ist in neuerer Zeit häufig bestätigt worden.

Bonnet's Erklärung scheint mir auch heute noch zuzutreffen. Die Teile können entweder das Ganze oder ihresgleichen wieder erzeugen. Liegt ein Fall vor, wie der von *Bonnet* beschriebene, so hat, wie das die neueren Untersuchungen vollauf bestätigen, das Schwanzende des ver blanchâtre von *Bonnet* nur die Fähigkeit, ein Schwanzende zu regenerieren. Daher nach Wunden in dieser Gegend jedesmal der Ansatz zur Regeneration eines Schwanzendes; gleichgültig, ob dies nach vorn oder nach hinten zu gerichtet ist.

Dazu kommt die Überlegung folgender Art. Jede Regeneration wird durch Erzeugung eines Regenerationskegels an der Wundstelle eingeleitet. Die Untersuchung solcher Kegel ergibt das Vorhandensein embryonaler Zellen, bei deren amöboider Beweglichkeit natürlich von einer Polarität keine Rede sein kann.

Die Umwandlung der Polarität vollzieht sich alsdann nicht an einem Gewebe mit polarer Differenzierung, sondern an einem embryonalen Zellenhaufen, der noch in keiner Weise polarisiert ist.

Den ersten seiner Versuche stellte *Loeb* an Tubularia mesembryanthemum an. Wurde ein Stück aus dem Stamm des Polypen herausgeschnitten, so bildete das orale Ende einen Polypen; ebenso das aborale, wo man eine Wurzel erwartet hätte. Solche doppelköpfige Polypen blieben sogar zeitlebens bioral (Fig. 90).

---

[1]) „Die Erscheinung, dass bei einem Tier an Stelle eines Organs ein nach Form und Lebenserscheinungen typisch anderes Organ wächst, bezeichne ich als Heteromorphose." (*Loeb*, Untersuchungen I, 10, 1891.)

Dies ist somit eine Wiederholung der Erfahrung, die *Bonnet* an einem weit höher organisierten Geschöpf schon gemacht hatte.

Dass aber auch das Wurzelende noch heteromorphotische Eigenschaften besitze, bewies *Loeb* durch die Versuche, in denen abgeschnittene und vor Anheftung an feste Körper geschützte Wurzelspitzen wieder Polypen bildeten.

Nach *Loeb*'s Ermittelungen kann Tubularia aus Spitze und Wurzel Polypen, aber nur an dem Wurzelpol auch Wurzeln bilden.



Fig. 90.

Das aus der Mitte eines Stammes von Tubularia mesembryanthemum herausgeschnittene Stück ab bildete an jedem Ende einen Polypen c und d. Nach der Polypenbildung wuchs der Stamm um die Strecken ac und bd.

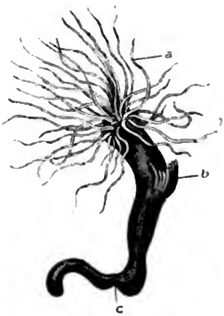


Fig. 91.

Cerianthus membranaceus. a alter Kopf, b nach einem Einschnitt drei Monate später neugebildeter Kopf, c Einschnitt am Fussende ohne Neubildung.

Nach *Jacques Loeb*, Untersuchungen I, Würzburg, G. Hertz 1891.

Tubularia bildet also einen Übergang in der Beschränkung der Fähigkeit zur Heteromorphosenbildung, die er bei Cerianthus so weit eingeschränkt fand, dass bei dieser Species keine Heteromorphose mehr zu erzielen war. Cerianthus ist ebenso sehr polar differenziert, wie es für Hydra nachgewiesen worden war. Bei Verletzungen wachsen nur am oralen Wundrande neue Tentakel (Fig. 91).

Nahe der Wurzel abgeschnittene Stämme von Aglaophenia pluma, die mit der Spitze eingegraben wurden, entwickelten am basalen abgeschnittenen Ende neue, und zwar gegen die neue Spitze gerichtete Polypen (Fig. 92). Der

Winkel zwischen den alten Polypen war durch den Versuch nach abwärts, der Winkel zwischen den neugebildeten Polypen, wie sonst in der Natur, nach aufwärts gerichtet offen.

Frei im Wasser aufgehängte, an der Basis abgeschnittene Stämme bildeten an der basalen Wundfläche eine neue Wurzel.

Stücke des Stammes, denen Spitze und Wurzel genommen waren, entwickelten, frei aufgehangen, an dem nach abwärts gerichteten Ende stets eine Wurzel, gleichgültig, ob dieser Pol der apicale oder basale vorher gewesen war.

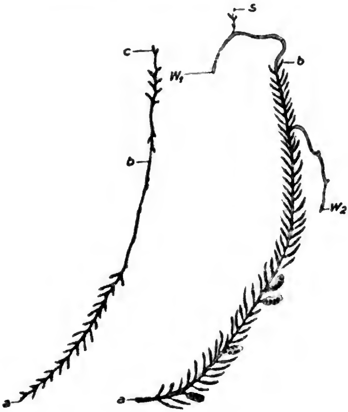


Fig. 92. Fig. 93.

Fig. 91. Biapicaler Stock von Aglaophenia pluma. ab der alte Stamm; a die in den Sand gesteckte Spitze; b die aufwärts gerichtete, abgeschnittene Basis; hier entstand die neue aufwärts gerichtete Spitze bc.

Fig. 92. Der basal abgeschnittene Stock von Aglaophenia pluma war vertikal mit der Basis a nach unten in Wasser fixiert. Die Spitze war bei b abgeschnitten. Hier entstand eine neue Wurzel W_1 mit dem neuen Spross S; in der Mitte des Stammes die Adventivwurzel W_2, wie W_1 nach abwärts gekrümmt.

Nach *Jacques* Loeb, Untersuchungen I, Würzburg, G. Hertz 1891.

Das aufwärts gerichtete Ende eines solchen Bruchstückes zeigte oft Spross-, oft Wurzelbildung, häufiger jedoch Sprossbildung, wenn es das apicale Ende war. Wurzelbildung trat öfters ein, wenn das basale Ende nach oben gerichtet war.

Man kann daher leicht bibasale Aglaophenien herstellen, wenn man ein Stück des Stammes vertikal so aufhängt, dass die abgeschnittene Spitze abwärts gerichtet ist.

Es bilden sich nach Verletzungen auch Adventivwurzeln (Fig. 93 W_2); dadurch rücken die bei den Polypen von *Loeb* entdeckten Erscheinungen denen nahe, welche bis dahin nur an Pflanzen gemacht worden sind.

Da aber die Stellung nicht in allen Fällen die Entstehung von Wurzeln oder Polypen beherrscht, so müssen hier noch andere, bisher nicht aufgedeckte Kräfte im Spiele sein als bei den Pflanzen, wenn auch die neuen Sprosse sich aufwärts und die neuen Wurzeln abwärts richteten, und bei horizontal gelagerten Stücken die neuen Sprosse an der Ober-, die Nebenwurzeln an der Unterseite entstanden.

Die Heteromorphose bei Aglaophenia ist wegen des Nachweises von Adventivbildungen schwer zu beurteilen; noch schwieriger, weil sowohl das Spitzendas ls Wurzelende beides, Spitzen und Wurzeln, bilden können.

Bei Plumularia pinnata wuchs aus einem der Wurzel beraubten und mit der Spitze in den Sand gesteckten Stock nicht allein wie bei Tubularia mesembryanthemum von dem Wurzelpol eine neue Polypen tragende Spitze; es bildeten sich an der Basis des neuen Stockes auch neue Wurzeln, so dass dieser vom alten durch ein mit Wurzeln besetztes neugebildetes Stück getrennt war.

Da die von *Loeb* zu seinen Versuchen benutzten Hydroidpolypen in der Tat nach Verletzungen ihre Polarität ändern können, indem sie sich den veränderten Bedingungen mit Bezug auf Licht und Schwerkraft anpassen, so kann erst eine histologische Untersuchung der einzelnen Stadien dieser Vorgänge eine Entscheidung bringen, ob die Polarität der alten Zellen sich geändert habe, oder ob die Neubildung von indifferenten Zellen ausgehe. Dann würde die Beurteilung eines Tieres mit zwei Köpfen, dem einen am oralen, dem anderen am aboralen Pol, eine sichere Grundlage gewinnen. Aber schon die Unmöglichkeit bei Tubularia am Spitzenpol künstliche Wurzeln zu erzeugen, während dies bei anderen Species gelingt, spricht deutlich dafür, dass die Anpassung an äussere Bedingungen nicht sowohl von den Eingriffen des Experimentators abhängt, als von der Fähigkeit des Organismus in einer bestimmten Weise, die nützlich, aber auch schädlich für ihn sein kann, auf äussere Reize zu antworten. Schädlich wird die Regenerationsfähigkeit bei Tubularia, wenn statt einer Wurzel ein Kopf gebildet wird, schädlich, wenn beim Regenwurm statt eines Kopfes ein Schwanz entsteht.

Besonders wichtig sind mit Antennularia angestellte Versuche. Bei diesem Hydroidpolypen gelingt es, an Stücken, die in Wasser lebend gehalten werden, sobald sie nur horizontal liegen, die polypentragenden Fiedern der Unterseite in Wurzeln umzuwandeln; sie zeigen dann positiven Geotropismus (Wachtum nach abwärts) und positiven Stereotropismus (Anheften an feste Körper). Es ist somit durch die Lage das Wachstum und die Reizbarkeit der nach abwärts gerichteten Fiedern in das Gegenteil umgeändert worden; da die Fiedern sonst sich dem Licht zuwenden und nicht an feste Körper sich anheften.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass, wie dies *J. Loeb* und *Driesch*, *Morgan* und *Stevens* zeigten, bei Antennularia je nach den äusseren Bedingungen Wurzeln oder Stammteile nach Durchschneidungen oder Verletzungen regeneriert werden. Bei Antennularia antennina hat *Loeb* hierfür die Schwerkraft verantwortlich gemacht. *Stevens* zeigte, dass bei einer anderen Art Stücke der Basis als Stämme an beiden Enden wachsen, solche aus der Mitte an beiden Enden Wurzeln bilden, nahe der Spitze gelegene Teile als Stamm weiter wachsen. Inwieweit die heutigen Vorstellungen von der Überwindung der Polarität zutreffen, müssen weitere Untersuchungen ergeben. Es ist sehr

leicht möglich, dass die offenbar aus embryonalen Zellen neu entstandenen Anlagen erst durch die äusseren Einflüsse polarisiert werden. Dies ist um so eher möglich, als es sich bei diesen Tieren um festsitzende Geschöpfe handelt, die viel eingreifender von ihrer Umgebung abhängig sind und beeinflusst werden als freischwimmende, leicht bewegliche Polypen.

Um die Frage nach der Polarität des Hydrenleibes zu lösen, ist eine Unsumme von Arbeit aufgewandt worden. In den meisten Fällen schliessen sich die Autoren der von *Allman, M. Nussbaum* und anfangs auch von *Wetzel* gemachten Annahme nicht mehr an, dass die orale und aborale Orientierung nicht verändert werden könne.



Fig. 94. Fig. 95. Fig. 96.

Drei Ansichten umgestülpter Polypen zu verschiedenen Zeiten nach der Umstülpung. Fig. 94 gleich nach der Umstülpung, Fig. 95 24 Stunden, Fig. 96 drei Tage später. In dem ersten Falle liegt das Entoderm aussen; beim zweiten Polypen ist das Ectoderm bis auf eine kleine Zone am Kopf nach aussen zurückverlagert; in Fig. 95 ist die Rückstülpung vollendet, es liegt nur Ectoderm aussen.

Arch. f. micr. Anat., Bd. 37, Tafel 27.

Eines der gewichtigsten Beweismittel für die Polarisierung lieferte der von *M. Nussbaum* beschriebene Versuch der Aufspaltung eines umgestülpten Polypen nach der Rückstülpung. Anstatt dass ein einheitlicher Leib erhalten bliebe und die Mundöffnung an eine der Längsseiten verlegt würde, bleibt die alte Orientierung dadurch gewahrt, dass das aufgespaltene lange, mit den alten Tentakeln an alter Stelle besetzte Leibesrohr quer gespalten und so in mehrere normal orientierte kleinere Polypen zerlegt wird.

Den ersten Fall von Heteromorphose bei Polypen hat *Zoja* beschrieben. Ein knospender Polyp teilte sich oberhalb und unterhalb der Knospungszone der Quere nach jede der oralen Trennungsflächen entwickelte einen Fuss, während der an dem Mittelstück gelegene einen Kopf hätte entwickeln müssen. Die aboralen Trennungsflächen verhielten sich so, dass die vordere einen Fuss, die hintere einen Kopf lieferte. Auf die Weise entstanden drei normale Polypen.

Den zweiten Fall von Heteromorphose hat *Wetzel* künstlich hergestellt, indem er auf einer Borste zwei Hydra grisea, denen der Fuss abgeschnitten war,

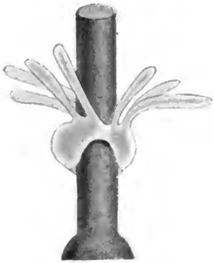


Fig. 97.



Fig. 98.



Fig. 99.



a b

Fig. 101.

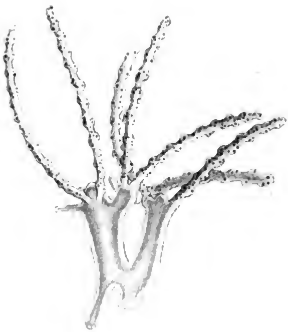


Fig. 100.

Fig. 97: Ein mit Durchbohrung des Fussendes (Methode von *Ischikawa*) umgestülpter Polyp (Hydra grisea), zwei Tage nach der Operation. Man erkennt leicht die Stelle, wo die Auftrennung des zurückgestülpten Polypen erfolgen wird. Fig. 98: Der von der Borste abgefallene und jetzt aufgespaltene Polyp am 3. Tage, Fig. 99 am fünften, Fig. 100 am sechsten Tage. Fig. 101 a und 101 b zwei getrennte Polypen, zwölf Tage nach der Umstülpung. Die in Fig. 99 beginnende Durchschnürung in der alten Längsrichtung ist in Figur 101 beendet und so liegen zwei wie das Ausgangstier orientierte Polypen vor.

Arch. f. micr. Anat., Bd. 37, Tafel 29.

mit den aboralen Enden zur Verwachsung brachte. Dann wurde ein Kopf dicht unter dem Tentakelkranz abgeschnitten und an dem noch etwa 14 Tage am Leben erhaltenen Zwilling entwickelte die orale Schnittfläche einen neuen Fuss.

Nach *Wetzel* haben dann andere, namentlich *Peebles* und *King* den Beweis zu liefern versucht, dass unter gewissen Bedingungen Hydra echte Heteromorphosen liefern könne. Die Versuche gehen von dem Prinzip aus, zwei gleichnamige Teilstücke zweier Tiere mit den oralen oder den aboralen Schnittflächen zur Vereinigung zu bringen, so dass an den freien Enden entweder zwei aborale oder zwei orale Pole gelegen sind, d. h. zwei Füsse oder zwei Köpfe. Schneidet man dann einen der Komponenten nahe der Vereinigungsebene durch, so entwickelt er den fehlenden Teil mit Überwindung seiner Polarität.

Nach dem Schema dieses Versuches ist auch an anderen Objekten mit ähnlichem Erfolg experimentiert worden.

Wurden demgemäss, um ein Beispiel durchzuführen, die Fussenden zweier Polypen abgeschnitten und die Polypen auf einer Borste so aneinander gereiht, dass die Wundflächen verheilen konnten, so entstand zuerst ein Polyp mit Tentakelkranz an beiden Enden. Dann wurde dem einen Tier der Tentakelkranz entfernt. Nach 5 Tagen war das einst orale Ende zu einem Fuss umgewandelt.

H. D. King hat zur Prüfung der Polaritätsfrage die folgenden Experimente angestellt. Mit den oralen Wundrändern vereinigte Fussenden von Hydra wurden nahe der Verklebungslinie abgeschnitten; die zurückbleibenden kleinen vereinigten Stücke wuchsen zu einer Hydra aus. Wird nur ein Stück nahe der Naht abgeschnitten, so bildet das andere am oralen Ende einen Kopf. Der Versuch mit vereinigten Kopfstücken hat dasselbe Resultat; nur entsteht, wenn ein Ende des Zwillings abgeschnitten wird, jetzt am oralen neu verletzten Ende ein Fuss. Liegen die Schnitte auf beiden Seiten der ursprünglichen Vereinigungsebene, so findet auch eine Umkehr der Polarität statt; das eine Fussende bildet einen neuen Fuss, das andere einen neuen Kopf. Die Autorin deutet die Vorgänge so, dass der grössere Komponent den kleineren beeinflusse und so eine Umkehr der Polarität erziele. Wie diese Beeinflussung sich abspiele und durch welche mechanischen Leistungen sie erzielt werde, ist vorläufig unbekannt.

Auch andere Versuche *H. D. King's* können trotz der geschickten Verwendung verschiedenfarbiger Stücke keinen unanfechtbaren Beweis für das Vorkommen von Heteromorphose bei Polypen des süssen Wassers abgeben. Wie stark die Teile nach der Verheilung gleichpoliger Enden und nach dem Abschneiden ihrer freien Enden sich verschoben haben, lässt sich nicht feststellen. Wenn auch der Farbenunterschied bis zum Erscheinen der heteromorphischen Teile erhalten blieb, so verschwand er doch schon nach wenigen Tagen. Es ist nur nötig, sich vorzustellen, dass der spätere orale Teil eine einseitige Dehnung erlitten habe, so würde die nötige Polarität wieder hergestellt gewesen sein. Solche Verschiebungen kann aber der Polypenleib nach vielfachen Beobachtungen leicht ausführen.

Wie schwer es ist, den Zellverschiebungen in den Geweben der Polypen nachzugehen, geht am besten aus der Art hervor, wie Nesselzellen an den Fangarmen ersetzt werden. Beim Raub der Nahrung schleudern die Fangarme beständig Nesselkapseln in und an die Leiber der Beutetiere, und doch sieht man nie eine Neubildung von Nesselzellen an den Fangarmen selbst. Man hat bis jetzt auch keine Methode gefunden, einen sicheren Beweis zu liefern, wie denn

der Ersatz in die Fangarme hineingelange. Und doch bleibt nichts anderes übrig, als mit zwingender Notwendigkeit die Annahme zu machen, die neuen Zellen wanderten aus dem Ectoderm des Mund- und Magenteiles in das der Fangarme ein. Denn im Mund- und Magenteil sind stets alle Bildungsstadien von Nesselzellen vorhanden, an den Fangarmen dagegen niemals.

So werden auch andere Zellverschiebungen im Polypenleib verborgen bleiben müssen, da eine Einsicht in die Mechanik derartiger Umlagerungen uns noch nicht vergönnt ist.

Wohl ist ein anderer Faktor bekannt, mit dem ebenfalls bei der Beurteilung von Versuchen an Polypen gerechnet werden muss. Der Polypenleib ist ungemein der Masse nach veränderlich. Es werden nicht allein wie beim Wachstum der höheren Pflanzen und Tiere Zellen und Gewebe neu gebildet, sondern auch in weit höherem und geradezu erstaunlichem Grade zur Erhaltung des Lebens im Hungerzustand verbraucht. Die des Mundes und der Tentakel beraubten Polypen müssen aber immer längere Zeit hungern.

Rand beschrieb einen Fall von seitlicher Pfropfung in seinem Experiment 12, von dem er annimmt, dass er möglicherweise einen Fall von Heteromorphose darstelle. Wegen der Fähigkeit der Pfropfstücke zu wandern, scheint mir dies jedoch nicht sicher, oder gar wahrscheinlich zu sein. Das kleine Pfropfstück konnte sich sehr wohl so verlagern, dass die ursprüngliche Polarität gewahrt blieb und nicht die Spitze, sondern ein aboral gelegener Teil des Pfropfstückes das beobachtete Fussende bildete. Übrigens trennen sich die Propfstücke nach einiger Zeit der Vereinigung wieder, oder sie werden resorbiert. Der ganze Bauplan einer Hydra weicht so sehr von dem der Pflanzen ab, dass eine dauernde Vereinigung zweier Tiere oder ihrer Regenerate nicht erwartet werden kann. Die Pflanzen treiben Seitensprossen, die dem Stamme verbleiben; alle Knospen der Hydra fallen ab und der Typus dieses Tieres ist das Einzelindividuum, nicht eine verzweigte Kolonie mehrerer potentieller Individuen.

Loeb's Versuche an Ascidien, und zwar an Ciona intestinalis lieferten bei einseitigen Einschnitten unterhalb der Einflussöffnung an beiden Wandflächen neue Ocellen.

Die Substanz um die neu gebildete Öffnung streckte sich offenbar auch durch Wachstum, die Wand zwischen der natürlichen und der künstlichen Öffnung senkte sich ein und so entstanden zwei mit Ocellen besetzte Einströmungsöffnungen. An diesen sind folgende Veränderungen eingetreten. Mit Bezug auf die Polarität der alten Öffnung ist keine Veränderung nachzuweisen; dagegen besteht der Rand der neuen Öffnung zum Teil aus einer oralen, zum Teil aus einer einst aboral zu ihr gelegenen Hälfte. Die Ocellen, welche kurz nach der Operation sowohl am oralen als am aboralen Schnittrande gesprosst waren, liegen später alle wieder oral. Der Versuch liefert somit eine Doppelbildung und geht durch ein Stadium einer halben Heteromorphose hindurch, wie die beigegebenen Figuren 102 und 103 erläutern werden.

Bei Planarien machte *T. H. Morgan* die Entdeckung von Heteromorphose, als er an Planaria lugubris den Kopf dicht hinter den Augen vom Rumpf trennte. Während bei längeren oralen Stücken regelmässig am hinteren Wundrande ein neuer Schwanzteil sich bildet, entsteht an den kurzen Kopf-

stücken ein nach hinten gerichteter zweiter Kopf. Die Richtigkeit der Beobachtung ist leicht zu bestätigen. Wie *P. Lang* nach bis jetzt unveröffentlichten, unter meiner Leitung angestellten Versuchen ermittelte, sind die Bewegungen dieser beiden Köpfe nicht koordiniert. Das Tier kriecht nicht nur wie

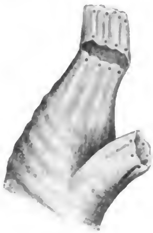


Fig. 102.



Fig. 103.

In Fig. 102 war die orale Röhre bei a eingeschnitten; es hatten sich an beiden Schnitträndern Ocellen gebildet. Wie Fig. 103 zeigt, waren nach einigen Wochen die Schnittränder zu einer neuen Röhre über das alte Niveau hinausgeschoben worden.

Nach *Jacques Loeb*, Untersuchungen II. Würzburg, G. Hertz 1892.

alle normalen Tiere oder auch Teilstücke derselben nach vorn, sondern auch abwechselnd nach hinten. Es stehen, wie *Morgan* schon beschrieb, am oralen alten Pol die alten und am neuen oralen Pol die neu gebildeten Augen. Eine Trennung der Köpfe, die sich nicht ernähren können, da ihnen ein Pharynx fehlt, findet nicht statt. Von Belang ist auch *Morgan*'s Entdeckung, dass in diesen heteromorphen Köpfen noch Reste des alten Darmes sich finden; ebenso bedeutungsvoll die Neubildung von Ovarien in Teilen, die kein Ovarium enthielten.

Weshalb die Darmreste keinen neuen Darm bildeten und warum Ovarien an ganz neuen Stellen entstanden, welche Zellen hierfür verwandt wurden, ist bis jetzt unaufgeklärt.

Dass beide Erscheinungen, einmal das Ausbleiben der Neubildung des Darmes beim Vorhandensein geeigneter Zellen, das andere Mal die unzweifelhafte Neubildung selbst einer Geschlechtsdrüse auf bis dahin indifferentem Boden für die Erklärung Schwierigkeiten machen, liegt auf der Hand.

Unverständlich muss es bis jetzt auch bleiben, weshalb beim Vorhandensein von Darmepithelien der überflüssige Kopf nicht dazu benutzt wird, um als Nahrung für eine Darmneubildung verbraucht zu werden. Es ist aber gelegentlich der Regenerationsvorgänge schon öfter darauf hingewiesen worden, dass hier die Natur nicht immer zweckentsprechend vorgeht, sondern nach Gesetzen, deren Vorhandensein wir wohl vermuten, aber bis jetzt nicht erkennen können.

Wie namentlich *T. H. Morgan* nachgewiesen hat, verhalten sich die verschiedenen Species von Planarien ungemein verschieden in bezug auf heteromorphe Bildungen.

Alle untersuchten Formen bilden an einem sehr kurzen Vorderstück, das dicht hinter den Augen abgeschnitten wurde, einen neuen, nach hinten gerichteten Kopf.

Planaria lugubris erzeugt an Stücken aus der Körpermitte wie Planaria maculata vorn einen neuen Kopf, hinten einen neuen Schwanz; bei Planaria maculata sprossen an kurzen Querstücken aus der Körpermitte zwei neue Köpfe, der eine vorn und der andere hinten. Planaria simplicissima entwickelt gar wie ein Regenwurm aus kleinen Stücken der Körpermitte einen vorderen und einen hinteren Schwanz. Sind die Stücke weiter nach vorn dem Tier entnommen, so bilden auch sie bei Planaria simplicissima zwei Köpfe.

Die Planarien gehören, soviel wir bis jetzt nach Versuchen an einigen Arten wissen, zu den am wenigsten differenzierten Tieren, da sie in abgeschnittenen Teilen, die keine Geschlechtsorgane besitzen, diese aus undifferenzierten Zellen neu bilden. Es kann daher nicht überraschen, wenn weitgehende Heteromorphosen anderer Art sich gleichfalls finden. Es scheinen aber auch nach den Erfahrungen *Morgan's* an Planaria simplicissima Abschwächungen dieser grossen Regenerationsfähigkeit bei einigen Arten sich zu entwickeln.

Beim Regenwurm hatten, wie schon erwähnt, *Bonnet* und *Spallanzani* die Entstehung eines Schwanzes am verkürzten Hinterende von der oralen Wunde aus beobachtet. Andere, spätere Forscher, wie *Hescheler* und *Dimon*, stellten fest, dass die Regeneration eines Kopfes nur aus Teilen des vorderen Körperdrittels zu erzielen sei; der hintere Teil des Regenwurms erzeugt nur Schwanzenden, gleichgültig, ob die Wunde oral oder caudal gelegen ist. Die Fähigkeit zur Regeneration bleibt also für das Tier oft genug wertlos, da bei Verletzungen mit Trennungen des Leibes hinter dem oralen Körperdrittel das aborale Stück absterben muss, trotzdem es sich regeneriert. Es stirbt auch an Nahrungsmangel, wenn die Schnittfläche sich direkt in eine Afteröffnung umwandelt.

Man hat nun dieses gesetzmässige Verhalten durch künstliche Mittel seit *Morgan* und *Joest* abzuändern versucht, indem man, wie dies auch an Polypen von *Wetzel* und von amerikanischen Experimentatoren gemacht wurde, zuerst zwei Tiere verkürzte, sie an den Wundflächen zur Verwachsung brachte, und dann das eine Pfropfstück nahe der Nahtstelle bis auf wenige Segmente amputierte.

Wurden, wie dies *Ruttloff* (1908) beschrieben hat, die Vorderenden bei Regenwürmern je um 3—5 Segmente gekürzt und beide Würmer an den Schnittflächen vereinigt, so wuchs nach Amputation des einen Hinterendes bis auf wenige, den Segmenten 3—9 angehörige Körperringe, an diesem aboralen Pol ein neuer Kopf. Wurden die Würmer so vereinigt, dass das verkürzte Vorderende des einen Tieres mit dem verkürzten Hinterende des anderen dauernd verheilt wurde, so entstand aus dem bis auf 11 Segmente oder auch auf 5—6 Segmente erhaltenen Hinterende des einen Komponenten ein neuer Schwanz, entweder durch Umbildung des freiliegenden Segments (*Morgan*, Morphallaxis) oder durch Neubildung, also echte Regeneration. In einem Falle blieben nach der Vereinigung des einen hinter dem 25. Segment abgeschnittenen Teilstückes mit dem nur um 3 vordere Segmente gekürzten anderen Wurm von den 25 angeheilten Segmenten nur Segment 23—25 vor der Narbenstelle am grösseren Komponenten erhalten. Durch Regeneration von der neuen Wundstelle aus bildeten sich drei neue Kopfsegmente (Versuch 549, S. 40).

Der äusseren Gestalt nach ist somit in allen diesen Versuchen mit Ausnahme der letzten, eine Änderung der Polarität eingetreten, und zwar in der ersten Gruppe nach dem Schema Fig. 104, unter Neubildung eines Kopfes zum Vorteil, in der zweiten Gruppe nach dem Schema Fig. 107 zum Schaden des aus der Pfropfung hervorgegangenen Tieres.

Hierzu muss aber bemerkt werden, dass die Neubildung eines Kopfes aus nahe dem oralen Pole gelegenen Segmenten und die Neubildung eines Schwanzes aus weiter aboral gelegenen unbekümmert um die Polarität erfolgte.

Bei einem Regenerationsprocess kann die Neubildung selbstverständlich nur aus indifferenten und daher nicht orientierten Zellen hervorgehen. Die Umwandlung der Polarität ist daher nicht so auffallend und unverständlich, als das gesetzmässige Auftreten eines Kopfes in der verletzten vorderen Körperregion und eines Schwanzes in dem verletzten hinteren Körperabschnitt.

Das ist eben unabänderlich, ob der regenerierte Teil in den Haushalt des verletzten Wurmes passe oder nicht. Ein aus der Leibesmitte herausgeschnittenes Stück regeneriert an beiden Wundflächen einen Schwanz.

Bei der Bedeutung, welche den *Joest*'schen Versuchen zukommt, sollen in Kürze einige seiner Versuche hier beschrieben und analysiert werden.

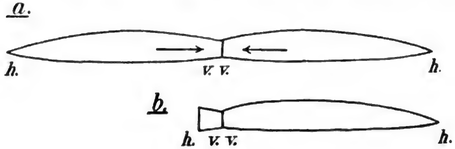


Fig. 104.
Aus der Dissertation von *C. Ruttloff*, Marburg 1908, phil. Fak.

Im Schema Fig. 104 fehlen dem kleineren Zwilling 2—5 Kopfsegmente, bei dem grösseren wechselte die Anzahl der entfernten Segmente. Die Teile sind, wie a zeigt, mit den oralen Enden vereinigt und nach der Verheilung sind von dem kleineren Komponenten noch soviel Segmente am freien Ende entfernt worden, dass nur drei bis vier Körperringe erhalten blieben, wie es das Schema b veranschaulichen soll. h hinten, v vorn.



Fig. 105.
Aus der Dissertation von *C. Ruttloff*, Marburg 1908, phil. Fak.

Fig. 105. Die nach Schema 1 vorbereiteten Tiere, denen nur die drei ersten Kopfsegmente fehlen, verheilten miteinander. Nach 7 Tagen wurde das

eine Tier bis auf vier Segmente abgeschnitten. Das Pfropfstück enthielt somit Segment 4—7 der Kopfregion. Etwa 14 Tage nach der ersten Operation begann die Regeneration am freien hinteren Ende des Pfropfstückes: ein Regenerat, das nach der microscopischen Untersuchung des drei und einhalb Monate am Leben erhaltenen Versuchstieres aus drei Kopfsegmenten mit Schlundring bestand.

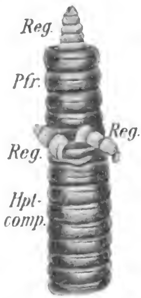


Fig. 106.

Aus der Dissertation von *C. Ruttloff*, Marburg 1908, phil. Fak.

Fünf Wochen nach der Operation bildete sich in der Narbe zwischen Pfropfstück und Haupttier ein neues Kopfstück, wie das auch bei anderen Versuchen in der Verheilungsfläche der beiden Komponenten öfters eintrat und auch von Polypen bekannt ist.

Reg. Regenerat, Pfr. Pfropfstück, Hptcomp. Hauptkomponent.

Fig. 106. Dem Hauptkomponenten Hptcomp. fehlen 20, dem Pfropfstück Pfr. 3 vordere Körpersegmente. Die Tiere wurden nach Schema 1 vereinigt und dann dem Pfropfstück die freien hinteren Segmente bis auf Segment 7 abgeschnitten, so dass die vier Segmente 4—7 erhalten blieben. Die Verkürzung war drei Wochen nach der ersten Operation vorgenommen worden; sechs Wochen nach der zweiten Operation traten drei Regenerate auf, von denen vier Wochen nach Beginn der Regeneration das vordere am Pfropfstück 5 Segmente besass, das in der Narbe sitzende nach hinten gerichtete 4 Segmente und das in der Narbe befindliche nach vorn gerichtete 3 Segmente zählte. Nach der Anfangsoperation lebte das Tier 5 ½ Monate.

Von den beiden Köpfen in der Vereinigungsnarbe scheint der kleinere von dem Hauptstück ausgegangen zu sein; der grössere mit vier Segmenten von dem ursprünglichen Vorderende des Pfröpflings.

Ruttloff hat alle drei Regenerate als Köpfe bestimmt. Mir scheint der Umstand, dass in der Narbe zwei Köpfe auftraten, dafür zu sprechen, dass auch das vordere Regenerat im eigentlichen Sinne keine Heteromorphose sei, die unter dem Einfluss des grösseren Komponenten erzeugt wurde, sondern auf eine andere Weise gedeutet werden könne.

Denn wenn der Hauptkomponent selbst einen Kopf regeneriert und der Pfröpfling in der Narbe auch einen Kopf, so fehlt doch eigentlich das bestimmende Moment für die Erzeugung einer Heteromorphose am aboralen Ende des Pfröpflings. Wie die Erscheinung zu erklären sei, bleibt eine offene Frage, die zwar vorläufig nicht gelöst werden kann, auf die ich aber unten zurückkomme.

Im Schema 2, Fig. 107, fehlen dem kleineren Zwilling 8—40 hintere Körpersegmente, dem grösseren nur 3—5 vordere. Die Teile sind, wie a zeigt, mit den Schnittenden vereinigt; nach 1—2 Tagen stösst der kleinere Pfröpfling durch Autotomie eine Reihe von Segmenten ab; trotzdem, und auch wenn durch einen Schnitt die Zahl der Segmente bis auf drei verringert wurde, entstand am vorderen Schnittende nur eine neue Afteröffnung. Der grössere Komponent

kann also sicher nicht bei Pfröpflingen, die an der Vereinigungsstelle um 8—40 Analsegmente verkürzt wurden, auf die Natur des Regenerats einwirken. Er vermag nicht die Neubildung eines Kopfes aus dem heterogenen Material

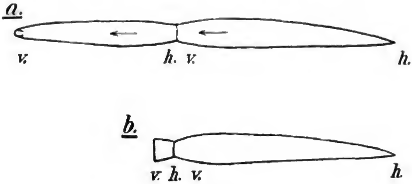


Fig. 107.

Aus der Dissertation von *C. Ruttloff*, Marburg 1908, phil. Fak.

anzuregen, obschon ihm nur 3—5 Kopfsegmente fehlen. Läge die Schnittwunde des grossen Zwillings frei, so würde er sicher einen neuen Kopf gebildet haben, das ihm aufgepfropfte weit analwärts gelegene Material eines anderen Wurmes vermag, trotz derselben Bedingungen wie in den Versuchen nach Schema 1, keine Heteromorphose zu erzeugen.

Auch wenn der vordere Zwilling am hinteren Leibesende um 90 Segmente verkürzt wurde, bildete er an dem, nach der Verheilung vorderen, nochmals bis auf wenige Segmente gekürzten Ende nur ein Schwanzregenerat. Der grössere Komponent erzeugte gelegentlich in der Narbe einen neuen Kopf.

Fig. 108 stellt eine Phase eines derartigen Versuches dar. Von zwei grossen Allolobophora terrestis wird dem einen das Vorderende um 5, dem anderen das Hinterende um 90 Segmente verkürzt und beide Würmer nach Schema 1 vereinigt. Am folgenden Tage wird der Pfröpfling, dessen Kopf erhalten war, bis auf 5 Segmente vor der Nahtstelle abgetragen. Nach 5 Wochen ist an der vorderen Wundstelle ein Regenerat von 14 Schwanzsegmenten vorhanden. In der Narbe der Vereinigungsstelle der beiden Pfröpflinge tritt 14 Tage später ein neuer Kopf auf, der in der beigegebenen Figur (Zustand 5 Wochen nach der Vereinigung) noch nicht abgebildet werden konnte.



Fig. 108.

Aus der Dissertation von *C. Ruttloff*, Marburg 1908, phil. Fak.

In der letzten Versuchsreihe nach Schema 2 brachte *Ruttloff* noch weiter nach vorn gelegene Teile des kleinen Pfröpflings mit dem Hinterende eines anderen Wurmes, dem nur wenige (3) Kopfsegmente fehlten, zur Vereinigung und schnitt dann den kleinen Zwilling bis auf drei Segmente vor der Vereinigungsstelle ab. Jetzt bildete sich ein neuer Kopf mit drei Segmenten wie Fig. 109 erläutert.

Wäre die Plastizität des kleinen Pfröpflings unter dem Einfluss des

grösseren in der Tat vorhanden, so ist nicht ersichtlich, weshalb nicht ebenso gut aus den analwärts gelegenen Körperringen ein Kopf entstehen sollte, als aus den vor dem 25. Segment gelegenen. Vielleicht können bei Allolobophora die vorderen Segmente nur Köpfe entwickeln, wie die hinteren Segmente fraglos nur hintere Segmente bilden, gleichgültig wie die Richtung des Regenerats sich einstellt.



Fig. 109.
Aus der Dissertation von *C. Ruttloff*, Marburg 1908, phil. Fak.

Eine Öffnung muss am letzten Körperringel sich bilden; es wird daher von der Natur des Bildungsmaterials abhängen, ob dies eine Mund- oder eine Afteröffnung ist; wie ja auch die Entstehung eines Schlundringes und des Bauchmarkes von dem Ausgangsmaterial abhängt. Es gibt bekanntlich auch Anneliden, bei denen die Differenzierung im fertigen Tier nicht so weit gediehen ist. Aber die Erscheinungen bei Lumbriculus lassen sich ebensowenig auf Allolobophora übertragen, wie die von Nais oder den Planarien.

Welche Umbildungen in dem kurzen Komponenten auftreten, um auch ihn in die Ökonomie des Ganzen einzuordnen, ist noch nicht bekannt. Jedenfalls scheinen nach *Joest's* Versuchen innere Regenerationsvorgänge beim Regenwurm früh und schnell nach Verletzungen abzulaufen, wie sich das aus seinen Reizversuchen an vereinigten Tieren ergibt. Es wird daher festzustellen sein, ob in dem letzten Versuche die Regeneration eines Kopfes in der Tat von den wenigen, caudal vom ersten Körperdrittel erhalten gebliebenen Segmenten ausging, oder ob nicht allein Zellen aus diesem grösseren Komponenten das Regenerat bildeten, sondern später auch die Neubildung des Nervensystems von dem Hauptstück ausging. Das würde eine Erklärung abgeben können für die Annahme der Autoren, dass das kleinere Stück unter dem Einfluss des grösseren Zwillings seine Polarität ändere.

Eine Heteromorphose unter dem Einfluss des Nervensystems ist von *C. Herbst* aufgefunden worden. Wurde bei Palinurus, Palaemon und anderen Krebsen ein Stielauge entfernt, so regenerierte der Stumpf eine Stielauge, so lange das Ganglion opticum erhalten war. Fehlte das Ganglion nach der Operation, so wurde eine Antenne neugebildet.

Man hat daran gedacht, diese Heteromorphose als eine Rückschlagbildung [1]) aufzufassen, zumal derartige Umbildungen nach Verletzungen auch in anderer Form beobachtet werden.

Eine höchst eigenartige Heteromorphose kommt bei Garnelen und Krabben vor, die wie Alpheus oder Portunus unsymmetrische Scheren tragen. Wird die grössere Schere abgeschnitten, so wird sie durch eine kleinere ersetzt, während inzwischen die normale kleinere Schere hypertrophiert und zu einer grossen Schere auswächst.

Wird dagegen eine kleine Schere entfernt, so regeneriert der Stumpf nur eine kleine Schere. Die betreffenden Versuche sind von *Przibram* zuerst angestellt und von *Wilson*, *Morgan* und *Zeleny* mit gleichem Erfolg wiederholt worden.

[1]) Vergl. hierzu: *Korschelt*, Regeneration, pag. 120, 1907.

Astacus fluviatilis und andere russische Flusskrebse regenerieren nach *E. Schulz* verloren gegangene Scheren nach dem Typus von Astacus leptodactylus, einer mutmasslichen Stammform der Flusskrebse.

Fritz Müller sah bei Garnelen langfingerige Scheren sich nach dem Typus der kurzfingerigen regenerieren. Der kurzfingerige Typus gilt für die ältere Form. Ähnliche atavistische Neigungen bei der Regeneration sind bei dem Ersatz der Tarsen von Thysanuren, den Rückenanhängen von Tethys, der Beschuppung des Eidechsenschwanzes zu finden.

Barfurth hat anstatt vier Finger der vorderen Gliedmaasse von Amphibien deren fünf auftreten sehen; es gibt aber Regenerationen von nur zwei bis drei und nach *Giard* und *Tornier* auch mehr als fünf Fingern.

Literatur.

Barfurth, D., Verhandl. d. anat. Ges. 1899; *Hertwig's* Handbuch. d. vergl. Entw.-Gesch. Bd. 8, 1906.
Bonnet, Ch., Traité d'insectologie P. II. Paris 1745.
Born, G., Arch. f. Entw.-Mech. 4, 1897.
Dimon, A. C., Journ. exper. Zoology 1, 1904.
Driesch, H., Die organischen Regulationen, Leipzig 1901.
Fraisse, P., Regeneration, Cassel u. Berlin 1885.
Giard, A., Compt. rend. Soc. Biol. 2, 1895; 4, 1897.
Goebel, K., Einleitung in die exp. Morphologie der Pflanzen, Leipzig u. Berlin 1908.
Harms, W., *Pflueger's* Arch. 132, 1, 1910.
Harrison, R. G., Arch. f. Entw.-Mech. 7, 430, 1898.
Herbst, K., Arch. f. Entw.-Mech. 2, 1896; 9, 1899; 13, 1901.
Hescheler, K., Jenaische Zeitschr. Bd. 30, 1896 u. Bd 31, 1898.
Joest, E., Arch. f. Entw.-Mech. 5, 1897.
Korschelt, E., Regeneration u. Transplantation, Jena 1907.
King, H. D., Arch. f. Entw.-Mech. 13, 190?.
Loeb, J., Über Heteromorphose, Organbildung u. Wachstum, Würzburg 1891—1892.
Morgan, T. H., Arch f. Entw.-Mech. 5, 7, 10, 13, 17 (1897—1904). Journ. exper. Zoology 1, 385, 1904; Regeneration 1901.
Müller, Fr., Kosmos, Bd. 7, pag. 388.
Noll, Fr., Ber. d. D. botan. Ges. 1900.
Nussbaum, M., Sitzber. d. niederrh. Ges. 1894. Arch. f. micr. Anat. Bd. 29.
Przibram, H., Arch. f. Entw.-Mech. 11, 1901.
Rand, H. W., Arch. f. Entw.-Mech. 9, 1900.
Ruttloff, C., Transplantationsversuche an Lumbriciden. Inaug.-Dissert d. phil. Fak. Marburg 1908.
Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig 1887.
Stevens, N. M., Arch. f. Entw.-Mech. 13, 1902.
Tornier, G., Arch f. Entw.-Mech. 3 u. 4, 1896.
Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich, Leipzig 1878.
Wetzel, G., Arch. f. micr. Anat. 52, 70, 1898.
Wilson, E. B., Biol. Bull. 4, 1902—1903.
Zeleny, C., Arch. f. Entw.-Mech. 13, 1902.

17. Kapitel.

Die experimentelle Erzeugung des Geschlechts.

Die historische Entwickelung unserer Kenntnisse vom Geschlechtsproblem ist in der 1903 erschienenen Schrift *von Lenhosseks* umfassend behandelt worden.

Auf statistischem Wege hat zuerst *Hofacker* die Frage von der Entstehung des Geschlechts zu lösen versucht. Die experimentellen Untersuchungen sind erst später begonnen worden. Ihre Ergebnisse sind mannigfacher Art, und wenn auch das Geschlecht nach äusseren Zeichen im Voraus erkannt werden kann, Männchen und Weibchen in anderen, untereinander wiederum verschiedenen Fällen durch Einwirkung äusserer Bedingungen beliebig zu erzielen sind, so hat sich doch bis heute kein gemeinsamer Weg finden lassen, von dem aus das Geschlecht nach einer einheitlichen Regel zu bestimmen wäre. Was bei dem einen Geschöpf, sowohl Tier als Pflanze, erfolgreich wirkt, bleibt anderwärts hartnäckig ohne jeden Einfluss.

Wir werden somit von vorneherein gewarnt, die hier oder da gewonnenen Ergebnisse aufeinander zu beziehen oder zu verallgemeinern: aber auch der andere Fehler muss ausgeschlossen werden, die an einem bestimmten Objekt gemachten Erfahrungen deshalb gering zu schätzen, oder zu leugnen, weil sie in den Händen eines anderen Experimentators an einem anderen Objekt sich nicht einstellen wollen.

Die einzelligen und vielzelligen Geschöpfe müssen gesondert betrachtet werden.

Die Fortpflanzung der einzelligen lebenden Wesen geschieht entweder auf dem vegetativen oder generativen Wege, dem der Teilung einzelner oder der Teilung nach der Vereinigung zweier Individuen. Man hat in den letzten Jahrzehnten als das Hauptcharakteristikum des Überganges von der vegetativen zur generativen Teilung gewisse Vorgänge an den Kernen kennen gelernt, von denen man zusammenfassend sagen kann, dass die Reduktionsteilung die generativen Vorgänge einleite. Auf die Einzelheiten einzugehen ist hier unmöglich. Doch ist für unsere Zwecke von Bedeutung, dass die Reduktionsteilungen an völlig gleichen, zum mindesten gleich grossen Einzelligen oder an verschieden grossen Zellen, den Macro- und Microgameten sich vollziehen können. Es ist somit, wenn man die Vereinigung gleich grosser Zellen als die anfängliche Einrichtung einer Befruchtung ansieht, die Copulation älter als das Geschlecht. Die Entstehung von Microgameten wäre dieser Auffassung nach erst ein abgeleiteter Zustand, der die Befruchtung erleichtert, sie ihrem Wesen nach aber nicht abändert. Experimente, welche *Popoff* in jüngster Zeit anstellte, zeigen, dass man durch äussere Umstände den Übergang von der vegetativen zur generativen Teilungsperiode herbeiführen kann; es soll sogar möglich sein, das Zahlenverhältnis der männlichen und weiblichen Geschlechtspersonen, der Micro- und Macrogameten, willkürlich zu bestimmen.

Die Versuche *M. Popoff's* an Carchesium polypinum haben durch mangelhafte Ernährung bei 10° C einen bedeutenden Überschuss an Micro-

gameten ergeben; trotzdem fanden sich in den Kolonien dieses Infusors nur wenig Conjugationen: von 424 Tieren nur 10%.

Bei 22—23° traten wenig Microgameten auf, trotzdem war die Prozentzahl der Conjugationen höher: unter 2921 Tieren 32%. Am meisten Conjugationen wurden während der Einwirkung des Hungers bei Zimmertemperatur gefunden: bei 17° C unter 825 Tieren 66%.

In dem Stammaquarium, aus dem diese Kolonien genommen waren, traten zur Zeit der Versuche keine Conjugationen auf; die Kolonien vermehrten sich reichlich durch Teilung.

Es ist somit zweifellos, dass durch den Hunger die Geschlechtsperiode eingeleitet wird. Dagegen wird es noch weiterer Versuche bedürfen, um einwandfrei die oben geschilderten Verschiedenheiten erklären zu können. Auffallend ist der grosse Unterschied in den zum Vergleich gewählten Zahlen von 424 Tieren in der Kälte, 825 Tieren bei Zimmertemperatur und 2921 Tieren in der Wärme. Woher diese Verschiedenheit stammt, wird nicht angegeben; es lässt sich somit ohne weiteres auch darüber nichts aussagen.

Auch *Paolo Enriquez* tritt für die Einwirkung äusserer Bedingungen auf die Entstehung des Geschlechts bei Infusorien ein, wie *Maupas* dies zuerst für diese Tiergruppe festgestellt hat.

Bei Opercularia coarctata und anderen Vorticellen entstehen aus einem neutralen Individuum durch Teilung ein ♂ und ♀ Tier.

Bei Carchesium polypinum leben an grossen Zweigen der Kolonie nur ♂ oder ♀ oder neutrale d. h. agamisch sich fortpflanzende Individuen, während *M. Popoff* an denselben Zweigen ♂ und ♀ fand.

Enriquez vermutet, und wohl mit Recht, dass die Versuchsbedingungen bei beiden Reihen nicht dieselben gewesen sind.

Bei den vielzelligen Pflanzen und Tieren vermehren sich auf niederer Stufe die Fortpflanzungsarten; sie nehmen mit fortschreitender Differenzierung, d. h. mit dem höheren Range einer Species im System, wieder ab.

Die Apogamie und Parthenogenese [1]), die Vermehrung durch Zerschneiden, die Erzeugung von Pfropfbastarden kommen bei Wirbeltieren nicht vor; ihre Vermehrung ist auf die geschlechtliche Forpflanzung beschränkt. Dagegen findet sich bei niederen Tiergruppen wohl Teilbarkeit und Parthenogenese.

Zahlreiche Beispiele belegen die Richtigkeit der Vorstellung, durch äussere Mittel formbestimmend in die Entwickelung der Geschöpfe eingreifen zu können. Der Gedanke, freilich auch der Wunsch, liegt nahe, die Entstehung des Geschlechtes, das in erster Linie auf einer Variation der Form beruht, ebenfalls durch äussere Mittel zu beeinflussen.

Wie jeder weiss, hat das Problem, ob durch äussere Bedingungen ein bestimmtes Geschlecht zu erzielen sei, die gelehrte und Laienwelt seit undenklichen Zeiten beschäftigt. Der Volksmund, die Biologen und die Dichter haben ihre Theorien. So lässt Shakespeare seinen Fallstaff im König Heinrich IV. verächtlich sagen:

---

[1]) In neuerer Zeit mehren sich die Angaben über beobachtete Anfangsstadien einer parthenogenetischen Entwickelung bei Wirbeltieren; beim Frosch sind sogar Larven aus unbefruchteten Eiern aufgezogen und beschrieben worden. Hierher gehören vor allem die Mitteilungen *Bataillon*'s, pag. 81.

„Aus solchen Gesellen kann nie was Tüchtiges werden; denn dünnes Getränk und das viele Fischessen überkühlen ihr Blut dermassen, dass sie eine Art von männlicher Bleichsucht kriegen. Heiraten sie, so zeugen sie nur Mädchen. Sie sind in der Regel Tröpfe und Feiglinge."

Für eine wissenschaftliche Behandlung der Aufgabe, das Geschlecht willkürlich zu erzeugen, ist es vor allem nötig, zu untersuchen, ob in der Natur sich Anhaltspunkte finden lassen, die einer experimentellen Prüfung eine gewisse Aussicht eröffnen. Wir können nicht erwarten, in allen Fällen mit Erfolg zu experimentieren. Wie an vielen, ja an den meisten Punkten der Bahn unserer Erkenntnis, so scheint uns auch hier Manches wahrscheinlich, ja sogar sicher, und doch ist ein Beweis unmöglich. Wir müssen somit von vornherein eine ganze Zahl von Geschöpfen ausschliessen, die zu Versuchen, wenigstens nach den bis jetzt gesammelten Erfahrungen, untauglich sind.

Von *Pflueger*, *O. Schultze* u. a. wird es für unmöglich erklärt, bei Wirbeltieren das Geschlecht willkürlich zu bestimmen. Dasselbe gilt für diöcische Pflanzen nach den Erfahrungen *Strasburger*'s, *Heyer*'s und *Fr. Haberlandt*'s.

Es liegen aber, wie man leicht verstehen wird, eine grosse Zahl von entgegengesetzten Ansichten vor. Unter diesen nimmt eine jüngst ausgesprochene einen besonderen Rang ein.

Die von *Sergius Kuschakewitsch* an Rana esculenta ausgeführten Versuche zur Bestimmung des Geschlechts geben so auffallende Zahlen, dass sie unbedingt auch, bevor sie von anderer Seite geprüft wurden, eine besondere Erwähnung verdienen.

Der Autor hat das Geschlecht durch Spätbefruchtung gegenüber der rechtzeitigen Befruchtung zu gunsten der erzeugten Männchen verschoben. Die Geschlechtsbestimmung gelang schon während der Metamorphose.

Bei einem Verlust von nur 6 % bei normaler Kultur und 4 % bei Spätbefruchtungskultur gaben 111 Individuen 58 ♂, während die Spätkultur unter 299 ♂ Individuen kein Weibchen enthielt. Der Prozentsatz der Männchen stieg somit unter dem Einfluss der um 89 Stunden verzögerten Befruchtung von 53 % auf 100 %. Damit würde die freilich schon öfter zurückgewiesene *Thury*'sche Theorie wieder aufleben.

Auch die neuesten Untersuchungen von *Noll* und *Correns*, durch Bestäubung vieler weiblichen Blüten mit dem Pollen eines Männchens des Hanfs, einer diöcischen Pflanze, sowie durch Bastardierung diöcischer und monöcischer Pflanzen ein bestimmtes Geschlechtsverhältnis zu erzielen, müssen an dieser Stelle berücksichtigt werden.

Es scheint, als ob in den Versuchen von *Noll* und *Correns*, trotz ihrer ganz sicheren Ergebnisse, nicht hinreichendes Material zu einer Erklärung der Entstehung eines Geschlechtes gesammelt wäre.

Nach *Correns* liefern bei der Bastardierung von Bryonia dioica und Bryonia alba

1. 100 ♀ von Bryonia dioica mit 100 ♂ von Bryonia alba 100 ♀,
2. 100 ♀ von Bryonia alba mit 100 ♂ von Br. dioica 50 ♀,

deren Samen stets unfruchtbar sind. Die Unfruchtbarkeit der Samen bedeutet

aber eine wesentliche Einschränkung des Resultates, da das Geschlecht in erster Linie durch fortpflanzungsfähige Geschlechtsprodukte bestimmt wird.

Wenn auch bei Bryonia dioica 50 % Weibchen und 50 % Männchen entstehen, so erscheint darum der Grund keineswegs ausreichend, warum wegen der von *Correns* angenommenen Tendenz der Eier für die ausschliessliche Entstehung des weiblichen Geschlechts bei Bryonia dioica durch Bestäubung mit Pollen von Bryonia alba nur Weibchen entstehen. Bryonia alba trägt doch auch männliche Blüten.

Dem Satze von *Correns*: „Die Keimzellen weiblicher Individuen diöcischer Pflanzen haben alle progam die Tendenz, zu weiblichen Stöcken zu werden; die Keimzellen der männlichen Individuen etwa zur Hälfte dieselbe Tendenz, zur Hälfte aber jene männliche Stöcke zu geben", dürfte die Erfahrung *Noll's* an Cannabis sativa direkt widersprechen. Das Verhältnis der Männchen zu den Weibchen des diöcischen Hanfs ist wie 100 : 117,3. Immerhin stimmen beide Autoren darin überein, dass der Vater das Geschlecht bestimme.

v. Lenhossek schliesst sich *Pflueger*, *Bernhard* und *Oscar Schultze*, *Beard* u. a. mit dem Satze an: „dass im Tierreiche die Bestimmung des Geschlechts ein Vorrecht des mütterlichen Organismus ist, und dass diese Bestimmung schon vor der Befruchtung im Ei vollzogen erscheint". Dasselbe hat *F. Baltzer* neuerdings behauptet und durch Unterschiede an den Chromosomen der Seeigeleier zu stützen versucht.

Correns leitet aus dem Verhalten der trimonöcischen Pflanze, Dimorphotheca pluvialis, den Satz ab:

Alle Keimzellen einer zwittrigen Pflanze haben die gleiche Tendenz, wieder zu zwittrigen Pflanzen zu werden, mögen sie an Staubgefässen oder Fruchtblättern gebildet sein, und alle Keimzellen einer einhäusigen (monöcischen) Pflanze haben ebenfalls die gleiche Tendenz, wieder zu einhäusigen Pflanzen zu werden, gleichgültig, ob sie an männlichen oder in weiblichen Blüten gebildet wurden. Das erklärt aber nicht, weshalb bei Dimorphotheca dann aus den verschiedengestalteten Samen immer wieder eine Dimorphotheca mit weiblichen, zwittrigen und männlichen Blüten in den Blütenköpfchen entstehe. Da muss doch bei der Gesetzmässigkeit der Verschiedenheit in der Samengestalt der weiblichen und zwitterigen Blüten und der stets gleichbleibenden räumlichen Anordnung der drei Arten von Blüten im Blütenköpfchen noch etwas anderes wirken, als die von *Correns* gemachte Annahme. Man sollte es für möglich halten können, dass bei der Copulation eines Eies der Randblüten mit Pollen des Zwitters ein reiner Zwitter entstehen würde. Das geschieht aber nicht. Immer liefert jede Art von Samen dieselbe trimonöcische Pflanze. Wäre das formulierte Gesetz eine wirklich unabänderliche Norm, so könnten aus zwittrigen Blüten nimmermehr monöcische oder diöcische Pflanzen entstehen oder entstanden sein.

Sind auch die Vorgänge der Geschlechtsbildung bei den höheren Pflanzen einer Untersuchung über die Einwirkung äusserer Bedingungen nicht günstig, so liegen die Verhältnisse bei niederen Pflanzen weit einfacher. Aber auch bei höheren Pflanzen gelingt es gelegentlich, einen Einblick in den verwickelten Mechanismus zu gewinnen. So hat *Strasburger* an Melandrium gezeigt,

dass unter den richtigen Bedingungen am geeigneten Objekt auch diöcische Pflanzen in weiblichen Exemplaren männliche Blüten entwickeln.

Mir scheint es richtig zu sein, sich eines abschliessenden Urteils über die Möglichkeit einer Einwirkung auf die Bestimmuug des Geschlechtes bei höheren Pflanzen und Tieren vorläufig noch zu enthalten.

Günstiger liegen die Verhältnisse bei den niederen, lebenden Wesen.

Bei den Pilzen wird durch Variation der äusseren Bedingungen die Art der Fortpflanzung abgeändert, wie dies zuerst *van Tieghem* nachgewiesen hat. Nach ihm zeigte sodann *Klebs* durch einwandfreie Versuche, von welcher Art diese äusseren Bedingungen sein müssen und bewies, dass Verschiedenheiten im Feuchtigkeitsgehalt der Luft, der Temperatur, des Lichtes, des Luftdrucks und der Ernährung für das Auftreten der Parthenogenese oder der geschlechtlichen Fortpflanzung von Bedeutung sind. Widerlegt sind dadurch die Vorstellungen *Brefeld*'s, innere Ursachen allein könnten hierbei geschlechtsbestimmend wirken.

Bei Sporodinia erzeugte reicher Wassergehalt der Luft nur Zygoten; erst als die relative Luftfeuchtigkeit auf 50—60% sank, wurden nur Sporangienträger gebildet, bei 40—42% nur ein steriles Mycelium. Von 98% an bis 75% abwärts erschien eine steigende Anzahl von Sporangienträgern. Demgemäss ist der hohe Wassergehalt der Luft die äussere Bedingung für das Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Auf stickstoffreichen Substraten entstehen keine Zygoten; es bedarf dazu der Kohlehydrate.

Der Einfluss der Temperatur ist von 7°—22° C gleich Null; es kommt nur darauf an, ob die Luft feucht ist, wenn Zygoten gebildet werden sollen; für die Entstehung von Sporangienträgern ist es nötig, dass die Hyphen lebhaft transpirieren können. Dagegen entstehen unter sonst gleichen Bedingungen, wie *Klebs* ausführt, bei 21° C Zygoten und bei 28° C Sporangien. Von 26° C an beginnt langsam eine hemmende Wirkung auf den Geschlechtsprozess; das Maximum der Hemmung für Zygoten liegt niedriger bei 27°—28° C, für Sporangien erst bei 29°—30° C.

Den Einfluss des Lichtes führt *Klebs* auf vermehrte Transpiration zurück, wenn im Juli von zwei gleichen Kulturen die eine im hellen, diffusen Licht Sporangienträger, die andere im Dunkeln Zygoten bildet.

Bei der Parthenogenese, die ja ebenfalls zu den Vermehrungsformen durch Geschlechtsprodukte gehört, wird im Gegensatz zur vegetativen Teilung und Knospung gewöhnlich nur das weibliche Geschlecht ohne Befruchtung entwickelt. Die Parthenogenese kann also als eine Vermehrungsform aufgefasst werden, bei der die Ausbildung der männlichen Geschlechtszellen eine Zeitlang unterbleibt. Es würden somit die äusseren Bedingungen zugleich das männliche Geschlecht bei den Pilzen erzeugen und so die geschlechtliche Vermehrung durch zwei Gameten, die in der Form gleich oder verschieden sein können, einleiten.

G. Perrin wies durch seine Versuche an Polypodiaceen nach, dass reicher Nährboden, wenig Licht, Temperaturen von 25°, Aussaat im Frühjahr hermaphroditische Prothallien, und verarmter Nährboden, helles Licht, Aussaat im Sommer und Herbst vorwiegend, in manchen Fällen ausschliesslich Antheridien erzeugen. *Prantl* hatte schon vorher bei Osmunda regalis nachge-

wiesen, dass die Nahrung in gleichem Sinne, wie dies *Perrin* fand, die Bildung des Geschlechts beeinflusse. Es kann somit nicht bezweifelt werden, dass die Geschlechtsentstehung durch äussere Bedingungen geregelt werde.

Gehen wir zur Untersuchung der Geschlechtsentwickelung bei den niederen Tieren über, so kann aus der überreichen Literatur nur ein Teil hier berücksichtigt werden, um ein einfaches Bild vom Stande unserer Kenntnisse zu gewinnen.

Die Dinophilusweibchen haben grosse und kleine Eier in ihren Eierstöcken. *Korschelt* stellte fest, dass aus den grossen Eiern Weibchen, aus den kleinen Eiern Männchen sich entwickeln. Beide Arten von Eiern scheiden zwei Richtungskörper ab; der weitere Verlauf der Befruchtung ist bis jetzt noch nicht bekannt geworden. Es wäre nicht ausgeschlossen, dass auch hier noch Unterschiede der beiden Geschlechter sich zeigten. *v. Malsen* hat für die Entstehung des Geschlechts bei Dinophilus das Maass der Ernährung verantwortlich gemacht. Jüngst hat *Beauchamp* fakultative Parthenogenese bei Dinophilus entdeckt; sie führt allerdings ohne Dazwischenkunft von Männchen, also ohne Befruchtung, nach drei bis vier Generationen zur Degeneration. Das jungfräuliche Ei scheidet zwei Richtungskörper aus; der erste teilt sich sekundär ganz wie beim befruchteten Ei.

Wenn *R. Hertwig* in der verschiedenen Grösse der Dinophilus-Eier einen Beweis seiner Theorie der Kernplasmarelation für die Entstehung des Geschlechts findet, so kann dieser Annahme das Folgende entgegengehalten werden: Bei Hydatina senta ist, wie ich gefunden habe, die Grösse des Eies in einer nicht unerheblichen Breite für die Vorhersage über die Entstehung des Geschlechtes gar nicht zu verwerten. Im allgemeinen sind die ♀ Eier gross, die ♂ Eier klein. Es gibt aber auch kleine Eier, aus denen ♀ auskriechen, und grössere Eier, die sich zu Männchen entwickeln. Tritt Hunger ein, so legen ♀♀ kleine Eier, aus denen aber trotz ihrer Kleinheit wieder Weibchen auskriechen.

Nicht übergangen werden dürfen die Ergebnisse einer Untersuchung der Befruchtungsvorgänge bei Laubmoosen von *J.* und *W.* Docters *van Leeuwen-Reynvaan*. Hier vereinigen sich zwei Spermatosomen, die jeder eine doppelte Chromatinreduktion erlitten haben, mit einer durch einmalige Chromatinreduktion zur Reife gelangten Eizelle. Was aus diesen, bis jetzt einzig dastehenden Vorgängen zu schliessen sei, vermag ich nicht anzugeben. Soweit wir wissen, vollzieht sonst nur eine Eizelle den Befruchtungsakt mit einer einzigen Samenzelle.

Während wir also über diese Dinge bis jetzt so gut wie gar nicht unterrichtet sind, haben wir in anderen Fällen, die als wertvolle Beweise für die Möglichkeit einer Einwirkung auf die Entstehung des Geschlechts galten, uns vom Gegenteil überzeugen müssen.

Die Entwickelung zur Arbeitsbiene durch schlechteres und die Ausbildung der Bienenkönigin durch besseres Futter haben nichts mit der Entstehung des Geschlechtes aus äusseren Ursachen zu tun. Beide Bienenformen sind Weibchen; nur werden bei der Arbeitsbiene die Geschlechtsorgane mangelhaft ausgebildet, bei der Königin aber völlig und funktionsfähig weiter entwickelt.

Ebensowenig ist die offenbar auf Beobachtung beruhende Angabe *Landois* von der willkürlichen Erzeugung des Geschlechtes der Raupen zu verwerten. Das Geschlecht ist wie *von la Valette St. George* für Bombyx mori nachgewiesen hat, schon im Embryo vor dem Auskriechen aus der Eischale zu

erkennen, also längst vor der Zeit, wo die Versuche *Landois* angestellt wurden. Die verschiedene Empfindlichkeit, welche *Standfuss* in seinem Handbuche der palaearktischen Lepidopteren für das Absterben entweder des männlichen oder weiblichen Geschlechtes als Ursache anführt, und die ja auch bei der Gestaltung des schliesslichen Verhältnisses der Geschlechter beim Menschen sich findet, ist die wahre Erklärung für die von *Landois* gewonnenen Ergebnisse. Der Hunger verursacht nicht das Entstehen des männlichen Geschlechtes; er tötet nur mehr weibliche als männliche Raupen, ebenso wie die verschiedene Sterblichkeit beim Menschen den anfänglichen Überschuss von männlichen Geburten zugunsten des weiblichen Geschlechtes umwandelt. Es muss somit die erste, wenn auch nicht einzige Bedingung für alle Versuche die sein, alle Embryonen soweit zur Reife zu bringen, dass ihr Geschlecht sicher bestimmt werden kann; denn spätere Einwirkungen erzeugen nicht mehr das Geschlecht, sondern variieren nur den ursprünglichen Prozentsatz des Geschlechtes der überhaupt entstandenen Individuen.

Auch die Gruppe derjenigen Geschöpfe, deren Geschlecht durch verschiedene Samenfäden bestimmt wird, hat mit der Frage nach der willkürlichen Erzeugung des Geschlechtes nichts zu tun.

Die Entwickelung befruchtungsbedürftiger Eier wird durch die Reduktionsteilung und die ihr folgende Vereinigung der Geschlechtsprodukte mit halbierter Chromosomenzahl eingeleitet. So werden bei Ascaris megalocephala bivalens die vier Chromosomen des unreifen Eies und der unreifen Samenzellen auf je zwei reduziert, so dass das Ei nach der Befruchtung wieder vier Chromosomen führt.

Soweit wir wissen, kommt dieser in beiden Geschlechtern gleichartige Reduktionsvorgang bei den meisten Tieren und Pflanzen vor, und alle Zellen im Leibe eines Männchens und Weichens haben stets dieselbe Chromosomenzahl.

Anders bei den Insecten. Es gibt nicht allein männliche und weibliche Leibesformen, sondern auch durch die Zahl der Chromosomen charakterisierte männliche und weibliche Zellen. Den Weibchen mit der Chromosomenzahl 2 n entsprechen Männchen mit der Chromosomenzahl 2 n — 1 ihrer somatischen Zellen, so dass bei der Reduktion das Ei n und die befruchtende Samenzelle $\frac{2n-1}{2}$ Chromosomen erhalten würden. Der Reduktionsvorgang der Spermatocyten gestaltet sich aber so, dass sie in zwei Zellen geteilt werden, von denen die eine n und die andere n — 1 Chromosomen übernimmt. Durch die Befruchtung des Eies mit den Spermatiden von der Chromosomenzahl n entstehen Weibchen, ihre Zellen enthalten dann wieder $n + n = 2n$ Chromosomen; die Spermatiden vom Typus n — 1 liefern Männchen; ihre Zellen enthalten dadurch wieder $n + (n - 1) = 2n - 1$ Chromosomen. Geht man dem Zahlengesetz *Wilsons* weiter nach, so zeigt sich, dass beide Geschlechter bald gerade, bald ungerade Chromosomen durch die Reduktion erhalten, z. B. 6 ♀, 5 ♂; Reduktion 3 ♀, 2 ♂ .—. 8 ♀, 7 ♂; Reduktion 4 ♀, 3 ♂, während die Körperzellen der ♀ gerade und die der Männchen ungerade Ziffern für die Chromosomen liefern.

Die schönen Entdeckungen von *Henking*, *Mc Clung*, *Wilson*, *Stevens* und anderen zeigen jedoch nur, dass hier die Geschlechtsbestimmung unseren

direkten Eingriffen entzogen ist. Sie enthüllen nicht die Ursache, weshalb die Spermatosomen sich verschieden verhalten und weshalb bei Phylloxera die männliche Spermatosomenart zugrunde geht und nur die weibliche bestehen bleibt, wie dies *Morgan* gefunden hat. *Meves* hat im Hoden der Bienen, Wespen und Ameisen Vorgänge beschrieben, die ähnlich gedeutet werden können.

Aber auch hier gilt kein einheitliches Gesetz. Bei Phylloxera müssten im Befruchtungsakt ein ♀ Ei und ein ♀ Samenfaden zusammentreffen, um ein ♀ zu erzeugen: bei der Biene nach den wahrscheinlichsten Vorstellungen ein ♂ Ei und ein Samenfaden zur Bildung eines Weibchens. Überdies entstehen bei vielen Tieren ohne Befruchtung Weibchen und Männchen.

Das Wichtige der Entdeckungen von *Meves* und *Morgan* liegt darin, dass sicher eine bestimmte Gruppe von Samenfäden degeneriert. Bekannt war schon früher, dass sowohl in der Oo- als in der Spermatogenese viele Keime verloren gehen; inwieweit das Geschlechtsverhältnis hierdurch beeinflusst würde, war und ist auch heute nicht festzustellen.

Eines Einwandes gegen die Vorausbestimmung des Geschlechtes bei Schmetterlingen durch die verschieden gearteten Samenfäden wird man nicht leicht sich erwehren können, wenn man bedenkt, dass auch bei Schmetterlingen Zwitter vorkommen.

Bis jetzt ist zwar über die Chromosomenverhältnisse in den Leibeszellen der Zwitter nichts bekannt; die Entstehung der Zwitter bleibt also rätselhaft. Wenn aber die Verschiedenheit der Samenfäden das Geschlecht erzeugt, so könnte vielleicht bei den Zwittern eine Eibefruchtung durch einen Samenfaden erfolgen, dessen Chromatin nicht die letzte Teilung durchgemacht hat. Es müsste dann bei der ersten Furchung die definitive Gruppierung des Chromatins sich einstellen, und die weibliche Gruppe mit dem einer Furchungskugel, die männliche mit dem weiblichen Chromatin der anderen Furchungskugel sich bleibend vereinigen. Da wir aus *Roux*'s Untersuchungen wissen, dass jede der beiden ersten Blastomeren eine Körperhälfte liefert, so wäre die Entstehung eines Insectenzwitters begreiflich geworden. Ob und wann der Beweis hierfür geliefert werden kann, ist freilich eine offene Frage.

Auch sind Unterschiede in der Zahl der Chromosomen keine auf alle Pflanzen und Tiere ausgedehnte Erscheinung; da bei vielen, bis jetzt genau untersuchten Tieren keine Unterschiede in der Chromatinanordnung der Spermatosomen sich finden, trotzdem Männchen und Weibchen geboren werden.

Von grossem Belang ist der namentlich von *Wilson* erbrachte Nachweis, dass die Kerne des weiblichen und männlichen Schmetterlingsleibes mit Bezug auf ihr Chromatin sich ebenso verschieden verhalten wie die Kerne ihrer Geschlechtsprodukte. Von höchstem Interesse würde es sein, das Verhalten der Chromosomen in den Zellkernen von Schmetterlingszwittern kennen zu lernen.

Wenn auch bis jetzt bei den betreffenden Pflanzen[1]) keine cellularen Verschiedenheiten nachgewiesen worden sind, so geht doch aus der Erfahrung, dass Stecklinge diöcischer Pflanzen je nach dem Geschlecht der Stammpflanze

---

[1]) *Noll* weist darauf hin, dass bei Cannabis sativa schon in den ersten Zeiten der Entwickelung, vor Erscheinen der Blüten die männlichen Pflanzen von den weiblichen sicher unterschieden werden können.

wieder zu männlichen oder weiblichen Pflanzen auswachsen, ein ähnliches Verhalten wie bei Insecten hervor. Die ganze embryonale Substanz der diöcischen Pflanzen ist entweder männlich oder weiblich. Das entspricht dem Charakter der pflanzlichen Geschlechtsverhältnisse, die nicht zur Differenzierung echter Geschlechtszellen an einer begrenzten Stelle des Organismus führen.

Der Leib der diöcischen Pflanzen und Schmetterlinge und anderer Insecten ist also unabhängig von den Fortpflanzungszellen geschlechtlich differenziert, d. h. auch der Leib ist männlich oder weiblich. Ob aber die Differenzierung und völlige Unabhängigkeit von den Geschlechtsdrüsen überall vorkomme, ist damit nicht erwiesen. Dieser Annahme stehen sogar gewichtige Bedenken im Wege.

Die Geschlechtsdrüsen des Frosches sind zu gewissen Zeiten nach der ersten Anlage sicher zwitterig, wie *Pflueger* dies auf das Bestimmteste nachgewiesen hat. Später bildet sich das Geschlecht. Ob der Leib zwittrig bleibe oder nicht, ist nicht auszumachen, trotz der specifischen sekundären Geschlechtscharaktere. Diese aber bleiben in steter Abhängigkeit von den Keimdrüsen; sie entwickeln sich cyklisch unter ihrem Einfluss und bilden sich nach der Kastration zurück.

Bei der Transplantation kleiner Hodenstücke hat *Meyns* die ursprüngliche Zwitterhaftigkeit der Geschlechtsdrüsen wieder auftreten sehen. Es ist dies eine höchst wichtige Beobachtung, deren Bedeutung freilich erst durch weitere Untersuchungen in ihrer ganzen Tragweite zu erkennen sein wird. Handelt es sich dabei um eine Rückkehr zum embryonalen Indifferenzstadium oder tritt unter den veränderten Bedingungen das bisher unentwickelte Geschlecht aus seinem Ruhestadium in erneute Entwickelung, das sind Fragen, die zuerst entschieden werden müssen und durch ihre Lösung ein neues Licht auf den Wert von Spermatogonie und Oogonie werfen werden.

Vielleicht würde eine ähnliche Einrichtung auch bei Schmetterlingen sich finden können, wenn ihre Fortpflanzung nicht in eine einzige Brunstperiode zusammengefasst wäre. Es ist begreiflich, wenn bei einem so gearteten Geschlechtsleben eine weitgehende Correlation fehlt, während die periodisch brünstigen Tiere ihrer bedürfen.

Wenn somit in den vorgeführten Pflanzen und Tiergruppen eine direkte Einwirkung auf die Entstehung des Geschlechtes ausgeschlossen ist, so zeigen sich gewisse Versuchsobjekte gefügiger.

In vielen Fällen sind die Autoren einig, dass man durch äussere Bedingungen das Auftreten der Geschlechtsformen und einen bestimmten Prozentsatz der Geschlechter erzielen könne. Näher auf diese Versuche einzugehen ist nicht möglich und auch nicht von Belang, da die Feststellung genügt, man könne bei niederen Krebsen, Polypen, bei Infusorien, Algen und Pilzen, Farnen und Equisetaceen das Geschlecht durch äussere Bedingungen erzeugen. Als geschlechtsbestimmende Ursachen bei Daphniden sieht *A. Jssakowitsch* die Ernährung und die Temperatur an, letztere durch ihre Rückwirkung auf die Ernährung. „Wenn die Ernährung des mütterlichen Organismus soweit gesunken ist, dass er nicht mehr imstande ist, dem Ei zu seiner Entwickelung zum Weibchen genügend Nährstoffe zu bieten, so entwickelt sich das anspruchslosere Männchen daraus.“ Anders verhält es sich mit den Rotatorien, bei denen

Maupas die Temperatur, *M. Nussbaum* die Ernährung als ausschlaggebenden Faktor für das Auftreten der Männchen verantwortlich gemacht hatten. In neuerer Zeit haben *Punnett* und *D. D. Whitney* dasselbe Objekt, die Hydatina senta, zu Versuchen benutzt, und wenn sie auch in ihren Schlüssen weit voneinander abweichen, so sind doch beide, wie mir scheint, darin einig, keiner äusseren Gewalt irgend einen Einfluss auf die Entstehung des Geschlechts zuzugestehen.

Ich habe die Resultate dieser Forscher und die Mitteilungen über ihre Untersuchungsmethoden geprüft und dabei gefunden, dass die Kontrolle der Versuchsbedingungen nicht genau genug aus den Versuchsprotokollen zu ermöglichen ist; mir scheint *Punnett* im allgemeinen seine Tiere besser, *Whitney* sie weniger gut gefüttert zu haben; denn sonst wäre das Endergebnis ihrer gesamten Versuche nicht so verschieden, dass *Punnett* unter 1884 weiblichen Hydatinen 3,6 % ♂ ♀ (d. h. Weibchen mit männlicher Nachkommenschaft) gezüchtet hat, *Whitney* dagegen unter 3959 Weibchen 21 % ♂ ♀. Meine eigenen Versuche beabsichtigten gar nicht, das prozentische Verhältnis zwischen Männchen und Weibchen festzustellen; sie zielten darauf ab, den Beweis zu führen, dass bei guter Ernährung keine Männchen auftreten. Da die Versuche in gleich grossen Zwergaquarien bei gleichem Futtervorrat gemacht wurden, so mussten, wenn wenige Weibchen anfänglich eingesetzt wurden, die Männchen später auftreten, als wenn der Versuch mit vielen Weibchen begonnen wurde. Das lässt sich aus den von mir veröffentlichten Versuchen nachweisen. Von 59 ♀ wuchsen in 10 Einzelversuchen mit 4 bis 8 Exemplaren nur ♀ ♀ heran; von 45 Eiern in einem einzigen Versuch auch ♂ ♀. Rechnet man aus den dazu verwertbaren Protokollen viele Einzelversuche zusammen, so finden sich bei schwacher Besetzung der Aquarien unter 586 Weibchen nur 3,5 % ♂ ♀. Wurden 150 Tiere auf einmal aufgezogen, so entstanden 50 % ♂ ♀, und wenn in den hier verwerteten Einzelversuchen mit anfangs wenig Weibchen mehr als 40 Weibchen der ersten und zweiten Generation die Legereife erreichten, so traten immer ♂ ♀ auf: wenn nicht der Hunger die Entwickelung zum Stillstand brachte.

Ich halte somit daran fest, dass in *Maupas'* Versuchen mittelbar die Temperatur und in den meinigen direkt die Ernährung mit Ausschliessung der Temperaturwirkung das Geschlecht der Hydatinen bestimmte. Minderwertige Ernährung bedingte das Auftreten der Männchen und damit der Geschlechtsgeneration. Das beweisen meine Versuche, weil die Besetzung der Aquarien und die Fütterung entsprechend der Temperatur variiert und auf die Füllung des Darmes der Hydatinen geachtet wurde.

Weder aus *Punnett's* noch aus *Whitney's* Angaben ist zu ersehen, wieviel die Versuchstiere von der gereichten Nahrung aufgenommen und verdaut haben. Da es sich in fast allen diesen Versuchen der Autoren um lebendes Futter, Euglena viridis, handelt, das nur in der beweglichen und nicht in der encystierten Form für Hydatina geniessbar ist, so bedeutet Futtervorrat nicht dasselbe wie gute Ernährung.

Die Versuche von *Punnett* und *Whitney*, frisch ausgekrochene Tiere hungern zu lassen, sind deshalb in dieser Frage nicht verwertbar, weil der

Hunger die Entwickelung aufhält; sie beweisen nur, dass beim frisch ausgekrochenen Weibchen das Geschlecht noch nicht bestimmt ist. Derartige Versuche habe ich gleichfalls angestellt; ich verweise auf einen solchen, wo ♀ Embryonen, die vier Tage am Auskriechen gehindert wurden, also hungern mussten, nach dem Auskriechen bei gutem Futter sich zu ♀ ♀ entwickelten.

H. H. Behr machte im Jahre 1892 darauf aufmerksam, dass man leicht in Glasgefässen die geflügelte Form von Phylloxera ziehen kann, sobald die als Futter gegebenen Wurzeln des Weinstockes absterben. Das Auftreten der zweigeschlechtlichen Formen, statt der parthenogenetischen, die Entstehung des männlichen Geschlechts, beruht somit auf Futtermangel. In diesem Falle, wie auch in ähnlichen anderen Fällen, dient die Erwerbung der Flügel dazu, die wegen Futtermangel dem Aussterben nahe Kolonie an neue Weideplätze zu führen; dort werden bei besserem Futter von Neuem die aus den befruchteten Eiern hervorgegangenen Generationen wieder zu flügellosen Jungfernweibchen umgestaltet.

Der Wert der *Behr*'schen Beobachtungen liegt darin, dass man zu allen Jahreszeiten durch das Experiment die geflügelte Form und aus ihr die geschlechtlich differenzierten grösseren weiblichen und kleineren männlichen Eier gewinnen kann, und so die Anschauung widerlegt, es bestünden unabänderlich an die Jahreszeit gebundene Cyclen. Die cyclische Entwickelung tritt im Freien nur deshalb auf, weil in der Natur die Bedingungen für die Entstehung der parthenogenetischen und zweigeschlechtlichen Formen, die Bildung von weiblichen Sommereiern, von grossen und kleinen Eiern für die Geschlechtsgeneration, das Legen von Dauereiern, für gewöhnlich nur einmal im Wechsel der Jahreszeiten auftrete. Im Experiment können sie zu jeder Zeit die typischen Verschiedenheiten eines Jahrescyclus erzeugen.

In gleicher Weise hat *W. Beneke* die vielfach gemachte Annahme von einem bei Algen bestehenden festen Cyclus im Wechsel geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Vermehrung widerlegt. Die Conjugation der Algen kann durch Zufuhr stickstoffhaltiger mineralischer Nährsalze verhindert werden. Da in der freien Natur die Jahreszeiten das Maass der Bildung dieser Stoffe bestimmen, so ist es erklärlich, dass man zur Annahme von fest bestimmten Cyclen gelangte. Kann man jedoch, wie oft genug dargetan wurde, experimentell, und zwar unter gewissen äusseren Bedingungen, die Cyclen abändern, so sind sie niemals von inneren Bedingungen abhängig, auch in der freien Natur nicht. Wegen der länger dauernden Stabilität der hier bestimmenden Faktoren scheinen die Phasen gesetzmässig ohne äusseres Zutun sich zu folgen. Es brauchte aber nur ein Ortswechsel der Arten, oder an demselben Ort ein Klimawechsel einzutreten, um die Resultate des grossen Experimentators, Natur, auch in ihrer Abhängigkeit von äusseren Bedingungen zu zeigen.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung an Hydra bestehen darin, dass das Maass der Ernährung die Knospung und die Geschlechtsbildung beherrscht. Das schliesst nicht aus, dass die Temperatur als mittelbare Ursache wirken könne. Es ist sogar möglich, wie *R. Hertwig* und seine Schüler, sowie *D. D. Whitney* und *Annandale* annehmen, dass für jede Species ein bestimmtes Temperaturoptimum vorhanden sei.



Fig. 110.

Hydra viridis nach dem Leben gezeichnet. Unter den Tentakeln liegen die mammaartigen Hoden, peripher in diesen die reifen Samenfäden. In der Leibesmitte haftet an dem Eiträger ein in brauner Schale gefurchtes Ei. Darunter sprosst eine Knospe mit fünf Armen. Hermaphroditismus und Knospenbildung.

Arch. f. micr. Anat. Bd. 29, Tafel 16, Fig. 67.

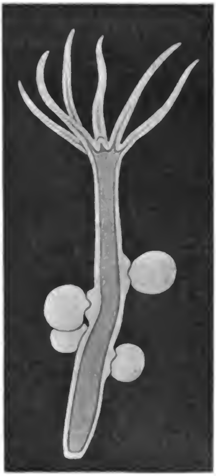


Fig. 111.

Hydra grisea mit vier in den Eiträgern haftenden unbefruchteten Eiern. Rein weibliches Exemplar, in Sublimat konserviert.

Pflueger's Arch. Bd. 130, Tafel 12, Fig. 1.



Fig. 112.

In *Flemming'scher* Flüssigkeit abgetötete Hydra fusca mit zahlreichen Hoden. Rein männliches Exemplar.

Arch. f. micr. Anat. Bd. 29, Tafel 15, Fig. 48.

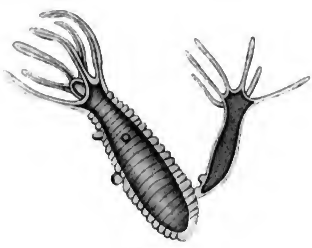


Fig. 113.

Knospende Hydra grisea mit Hoden am Stammtier und an der Knospe. Knospenbildung an einem männlichen Exemplar.

Pflueger's Arch. Bd. 130, Tafel 12, Fig. 2.

Dass Hydra grisea und Hydra viridis übrigens bei höherer und niederer Temperatur Geschlechtsstoffe bilden können, ist von allen Autoren beobachtet worden; ich zeigte überdies, dass Hydra fusca auch bei wesentlich höherer Temperatur, als von *Krapfenbauer* und *Frischholz* angegeben wird, in Geschlechtsbildung geraten könne.

In genau überwachten Versuchen hört nach guter Fütterung die Knospung auf und eine Geschlechtsperiode folgt.

S. 157 sind einige Abbildungen beigegeben, die das Vorkommen von Zwittern und eingeschlechtlichen Tieren mit und ohne Knospenbildung nachweisen. Eine weitere Beschreibung erübrigt sich, da das Geschlecht leicht zu erkennen ist. Eier sitzen auf einem Eiträger, Hoden liegen dem übrigen Kontur des Ectoderm glatt an.

Die Umwandlung des einen Geschlechts in das andere ist bis jetzt an demselben Individuum nicht gelungen. Da aber das Maass des Futters, ob gut oder mässig und schlecht, sehr schwer bei der veränderlichen Grösse der Polypen zu bestimmen ist, so ist durch meine erfolglosen Fütterungsversuche an Einzeltieren dieser Punkt nicht erledigt. Denn es traten in vielen Kulturen, oft schon in der ersten ungeschlechtlichen Generation, Änderungen des Geschlechts ein. Da ich die Kulturen viele Jahre täglich beobachtet habe, so halte ich vor wie nach es für höchst wahrscheinlich, dass ein besserer Ernährungszustand das weibliche Geschlecht erzeuge. Das geht namentlich deutlich daraus hervor, dass, wenn dasselbe Aquarium durch Knospung stark bevölkert wurde, Männchen auftraten; während bei geringer Besetzung Weibchen entstanden. Besonders hervorgehoben zu werden verdient, dass die absolute Körpergrösse nicht zu einem bestimmten Geschlecht disponiert, da oft grosse Polypen Hoden und kleine Polypen Eier bildeten. Es kam darauf an, wie schnell der Wechsel von gutem zu unzureichendem Futter eintrat. Natürlich musste der Futterwechsel bei einem grossen Tier, das vorher eine grosse Menge von Zellen zu erhalten hatte, anders und empfindlicher wirken als bei einem kleinen Tier. Gerade dieser Punkt macht die sichere Beherrschung des Experiments sehr schwierig. Auch verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass je nach den Zufälligkeiten des betreffenden Versuches Knospung und Geschlechtsbildung sich nicht auszuschliessen brauchen.

Die alte Frage, ob ein und derselbe Polyp mehrmals Geschlechtsstoffe hervorbringen könne, ist durch direkte Beobachtungen an einer Reihe von Polypen in bejahendem Sinne gelöst. Die Geschlechtsperioden wurden durch eine Knospungsperiode getrennt.

Ebenso ist durch eine Reihe von Erfahrungen an knospenden Polypen erwiesen, dass Hoden sowohl von dem Stammpolypen auf die Knospe wandern, als auch auf den Knospen selbst erzeugt werden[1]).

[1]) Was die Hodenbildung an Knospen und am Stammpolypen anlangt, so entstehen für gewöhnlich die Hoden an dem Stammpolypen und können auf die Knospe überwandern; sie können aber auch von vornherein an der Knospe entstehen. *Downing* hat somit für einige Fälle Recht, und *Krapfenbauer* hat bei Hydra fusca die primäre Entstehung an der Knospe nicht zu Gesichte bekommen, sondern bloss die Wanderung von Hoden auf die Knospe.

In vielen Fällen konnte der Nachweis geliefert werden, dass beim Aufhören einer verstärkten Fütterung entweder zugleich mit dem Erscheinen von Geschlechtsprodukten an den Stammpolypen auch die in der voraufgehenden Knospungsperiode von ihnen abgesetzten jungen Polypen Geschlechtsprodukte bildeten. Vollzog sich der Nahrungswechsel von reichem zu geringem Futter schnell, so bildeten nur die ältesten, gut genährten, frei gewordenen, grossen Knospen Geschlechtsstoffe, während die zuletzt frei gewordenen, kleinen Polypen steril blieben. Somit verdankt die Geschlechtsbildung wohl einer Ernährungsschwankung, aber nicht direktem Hunger ihre Entstehung.

Werden Tiere verschiedenen Geschlechts nacheinander in dasselbe Aquarium eingesetzt, so können sie ihr Geschlecht längere Zeit auch in ihren durch Knospung erzeugten Nachkommen bewahren.

In den als beweisend geltenden Versuchen für die Umwandlung des Geschlechts ist sicher keine Befruchtung der gebildeten Eier eingetreten, da die Stammaquarien nur Weibchen enthielten, und alle Eier unbefruchtet ausliefen, wie dies an den noch haftenden Eiträgern mit der leeren Eischale nachgewiesen wurde.

Für den Wechsel der Knospungs- und Geschlechtsperioden bei Polypen ist somit der Wechsel in der Ernährung als Ursache nachgewiesen. Für die Entstehung des einen oder anderen Geschlechts aus der zwittrigen Anlage ist gleichfalls die Art der Ernährung mit grosser Wahrscheinlichkeit die Ursache; doch fehlt bis jetzt der Beweis einer Umwandelbarkeit des Geschlechts an einem und demselben Tier. Die Versuche müssen somit nach dieser Richtung fortgesetzt werden.

Fassen wir die bis auf den heutigen Tag gesammelten Erfahrungen zusammen, so können wir in manchen Fällen das Geschlecht beeinflussen, und zwar in denjenigen, wo die Natur durch gewisse Einrichtungen eine Art vor dem drohenden Untergang sichert.

Rotatorien legen nicht während des ganzen Jahres Dauereier. Ihrer Fortpflanzung ist unter günstigen Nahrungsverhältnissen durch Parthenogenese genügt. Nähert sich die Zeit des Futtermangels, so treten die ersten Männchen auf. Die Ablage der befruchteten, hartschaligen, die Zeit des Mangels allein überdauernden Eier wird ermöglicht und so, trotz des Absterbens aller Individuen einer Kolonie, die Art erhalten.

Wenn es aber auch in manchen Fällen gelingt, das Geschlecht zu beeinflussen, so ist seine Entstehung nicht immer an dieselben Bedingungen geknüpft und zeigt nicht immer dieselben Erscheinungen.

Es ist etwas anderes, wenn in vegetativer Teilung begriffene Infusorien unter äusseren Einflüssen sich zu Micro- und Macrogameten umbilden und dadurch eine Geschlechtsgeneration verschieden gestalteter Erzeuger auftritt, als wenn in einer Kolonie von Rotatorien durch das Erscheinen von Männchen die Befruchtung der Eier die Jungfernzeugung ablöst. Bei Infusorien treten Männchen und Weibchen zu gleicher Zeit auf, während bei Rotatorien und anderen ihnen hierin ähnlichen Tiergruppen die Geschlechtsgeneration erst durch das Auftreten der Männchen sich kennzeichnet. Weibchen sind immer vorhanden.

Bei den Bienen und ihren Verwandten sind stets beide Geschlechter zu finden; es gibt keine getrennten Perioden der geschlechtlichen Zeugung und der Parthenogenese: beide zeigen sich gleichzeitig mit dem Endergebnis, dass die weiblichen Bienen aus befruchteten und die Männchen aus unbefruchteten Eiern sich entwickeln. Wenigstens hat diese Annahme am meisten Wahrscheinlichkeit für sich.

Diejenigen Geschöpfe, welche sich ausschliesslich durch befruchtete Eier fortpflanzen, zeigen in manchen Fällen auffallende und auch für die Entstehung des Geschlechts bedeutungsvolle Unterschiede an den Eiern oder in den Samenfäden. Die Regelung des Geschlechtsverhältnisses kann somit weder im Ei noch im Samenfaden liegen; in allen hierher gehörigen Fällen sind die sichtbaren Verschiedenheiten nur ein Zeichen, dass das Geschlecht bestimmt werden könne; ob durch innere oder äussere Antriebe dies geschehe, ist unaufgeklärt.

Demgemäss bleibt unsere Erkenntnis über die Entstehung des Geschlechts und zugleich die Möglichkeit, experimentell darauf einzuwirken, auf die bekannten niederen Pflanzen- und Tierspezies beschränkt.

Literatur.

Ahlfeld, Arch. f. Gynäkologie, Bd. 4 u. 9.
Annandale, N., Memoirs of the asiatic soc. of Bengal. Vol. I, Nr. 16, 339—359, 1906.
v. Bähr, W. B., Zool. Anzeiger 1908.
Baltzer, F., Arch. f. Zellforschung 2, 549, 1909.
Beard, J., The determination of sex in animal development, Jena 1902.
de Beauchamp, P, Compt. rend. 150, 739, 1910.
Behr, H. H., Zoë 2, 305, 1892.
Benecke, W., Intern. Revue d. ges. Hydrobiologie etc. 1, 533, 1908.
v. Berlepsch, Die Biene und ihre Zucht, Mühlhausen 1860.
Berner, H., Biol. Centralbl. 1883.
Bessels, E., Zeitschr. f. wissensch. Zool. 17, 545, 1867; 18, 124, 1868.
Bidder, E., Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. 2, 1878.
Boveri, Th., Das Problem der Befruchtung, Jena 1902. Sitzber. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg 1908—1909.
Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie 1895.
Buchtien, O., Entwickelung des Prothallium von Equisetum, Cassel 1887.
Cohn, L., Die willkürliche Bestimmung des Geschlechts, Würzburg 1898.
Correns, C., Naturforsch.-Vers. Meran 1905; Ber. d. d. botan. Ges. Bd. 23, pag. 70 u. 451; Bd. 24, pag. 162 u. 459, 1906.
Cuénot, L., Bull. scientif. France et Belgique 32, 1899.
Dickel, F., Das Prinzip der Geschlechtsbildung, Darmstadt 1898. Zool. Anz. 25, 1902.
Döderlein, A., Deutsche Revue 1902.
Düsing, C., Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen, Jena 1884.
Emery, C., Biol. Centralbl. 5, 686, 1886.
Enriquez, P., Arch. f. Protistenkunde, Jena 12, 213, 1908.
Frischholz, E., Biol. Centralbl. 29, 242, 1909.
Goebel, K., Organographie der Pflanzen, II. T.
Haberlandt, Fr., Fühling's landw. Zeitung, Jahrg. 1877, pag. 881.
v. Hecker, C., Arch. f. Gynäk. 7.
Henking, H., Zeitschr. f. wissensch. Zool. 51, 685, 1891.
Hertwig, R., Biol. Centralbl. 23, Nr. 2, 1903.
Heyer, Ber. d. physiol. Laborat. d. landw. Instituts in Halle 1, 43, 1884.
Hofacker, J. O., Über Eigenschaften, welche sich bei Menschen und Tieren vererben, Tübingen 1878.

Hoffmann, Botan. Zeitung 1871, Nr. 6 u. 7.
Janke, H., Die willkürliche Hervorbringung des Geschlechts bei Menschen und Haustieren, Berlin 1888.
Issakowitsch, Biol. Centralbl. 25, 1905.
Julin, Ch., Arch. de biologie 3, 1882.
Klebs, G., Über das Verhältnis des männlichen und weiblichen Geschlechts in der Natur, Jena 1894. Über einige Probleme der Physiologie der Fortpflanzung, Jena 1895. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Jena 1896.
Kleine, G., Zeitschr. f. wissensch. Zool. 17, 533, 1867.
Körnicke, Fr., Korrespondenzbl. d. naturhist. Ver. d. Rheinlande etc. 47, 84, 1890.
Korschelt, E., Zeitschr. f. wissensch. Zool. 37, 315, 1882.
Krapfenbauer, Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von Hydra. Inaug.-Diss. d. phil. Fak. München 1908.
Kurz, Sitzber. d. Wiener Akad. 12. Febr. 1874.
Kuschakewitsch, Sergius, Festschr. f. *R. Hertwig*. Bd. 2. Jena 1910.
Kyber, Germars Magazin der Entomologie 1813.
Landois, H., Zeitschr. f. wissensch. Zool. 17, 375, 1867.
v. *Lenhossek, M.*, Das Problem der geschlechtsbildenden Ursachen, Jena 1903.
Lenssen, La Cellule T. 14, 1898.
Leuckart, R., Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenese bei den Insecten, 1858.
Leydig, Fr., Nova Acta Leopold. Acad. T. 33, 1865.
Lubbock, J., On Ants, Bees and Wasps, London 1882.
v. *Malsen, H.*, Arch. f. micr. Anat. 69, 63, 1906.
Maupas, E, Compt. rend. Paris. 11. août 1890; 6. octobre 1890; 14. septembre 1891. Arch. de zool. exp. 8, 1900.
McClung, C. E., Kan. Univ. Quart IX. 1900; Anat. Anz. 20, 1901.
Meves, Fr., Arch. f. micr. Anat. 1907.
Meyns, R., *Pflueger*'s Arch. 132, 433, 1910.
Morgan, T. H., Journ. exp. Zool. 7, 239, 1909.
Noll, Fr., Sitzber. d. niederrhein. Ges., Abt. A, pag. 80, 1907.
Nussbaum, M., Sitzber. d. niederrhein. Ges. Bonn, med. Sect. 13 u. 40, 1893; Arch. f. micr. Anat. 49, 227, 1897 u. 53, 444, 1898; *Pflueger*'s Arch. 130, 521, 1909.
Perrin, G., Compt. rend., Paris 1908, pag. 433.
Pflueger, E., *Pflueger*'s Arch. 29, 1, 13, 40, 44, 48, 76, 1882.
Popoff, M., Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 89, S. 478, 1908.
Prantl, K., Botan. Zeitung 39, 772, 1881.
Punnett, R. C., Proc. Royal Soc. B, 78, 223, 1906.
Rauber, A., Der Überschuss an Knabengeburten und seine biologische Bedeutung, Leipzig 1900.
Sadler, M. Th., The law of population, London 1830.
Schlechter, J., Revue für Tierheilkunde u. Tierzucht, Wien 1882, Nr. 6 u. 7.
Schmankewitsch, W. J., Zeitschr. f. wissensch. Zool. 25, Suppl. 1875.
Schultze, B. S., Centralbl. f. Gynäk. Nr. 1, 1903.
Schultze, O., Sitzber. d. phys.-med. Ges. Würzburg, Nov. 1902; Arch. f. micr. Anat. 63, 197, 1903.
v. *Siebold, Th.*, Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen 1856; Zeitschr. f. wissensch. Zool. 17, 529, 1867; Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden 1871.
Spencer, Herbert, Die Prinzipien der Biologie, übers. von *B. Vetter*, Stuttgart 1886.
Spengel, J. W., Mitteil, d. zool. Stat. zu Neapel 1, 1879.
Steenstrup, S., Über den Generationswechsel, Kopenhagen 1842.
Stevens, N. M., Journ. exp. Zool. 1904; 1909.
Strasburger, E., Biol. Centralbl. 20, 657—785, 1900; Histolog. Beiträge, Heft VII, Jena 1909; Zeitschr. f. Bot., 1. Jahrg., 507, 1909; Jahrb. f. wissensch. Bot. 48, 427, 1910.
Thury, M., Arch. biol. Genève 1863 et 1864.

de Vries, Biol. Centralbl. 20, 193, 1900.
Weismann, A., Die Entstehung der cylcischen Fortpfl. bei den Daphnoiden, Leipzig 1879. Aufsätze über Vererbung etc., Jena 1892.
Whitney, D. D., Arch. f. Entw.-Mech. 24, 524, 1907; Journ. exp. Zool. 5, 1, 1907.
Wilckens, M., *Thiel*'s landw. Jahrb. 15, 1886.
Wilson, E. B., Journ. exp. Zool. 1905—1909.

Lehrbücher und zusammenfassende Darstellungen.

Barfurth, D., Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen in *Hertwig*'s Handbuch der Entwickelungslehre, Jena 1903. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, *Merkel* u. *Bonnet* 1892—1909. Entwickelungsmechanik, Aula, Akadem. Wochenschr. 1895. Regeneration und Transplantation, Jena 1909.
Darwin, Ch., Gesammelte Werke.
Davenport, Ch. B., Experimental-Morphology, Newyork 1897.
Driesch, H., Die organischen Regulationen, Leipzig 1901.
Fraisse, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren etc., Cassel u. Berlin 1885.
Godlewski, E., 6. Zool. Kongr. zu Bern, Basel 1905.
Goebel, K., Einführung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, Leipzig u. Berlin 1908.
Hertwig, O., Allgemeine Biologie, 3. Aufl., Jena 1909.
Jenkinson, J. W., Experimental Embryology, Oxford, Clarendon Press 1909.
Korschelt, E., und *Heider, K.*, Entwickelungsgeschichte, Jena 1902.
Korschelt, E., Regeneration und Transplantation, Jena 1907. Beeinflussung der Komponenten bei Transplantation, med.-naturwissensch. Arch., Bd. 1, 447, 1908.
de Lamarck, J. B. A., Recherches sur l'organisation des Corps vivants 1802; Philosophie zoologique, 1809.
Loeb, J., Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen, 1906.
Maas, O., Einführung in die experimentelle Entwickelungsgeschichte, Wiesbaden 1903.
Morgan, T. H., Regeneration, deutsche Übersetzung, Leipzig 1907. Experimentelle Zoologie, Leipzig u. Berlin 1909.
Nothnagel, Zeitschr. f. klin. Med., 10. u. 11. Bd., 1886.
Nussbaum, M., Sitzber. d. niederrhein. Ges. 1894.
Pflueger, E. Fr. W., Die teleologische Mechanik, Bonn.
Przibram, H., Experimental-Zoologie 1909. Regeneration, Ergebnisse der Physiologie, 1, 1902. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Tiere, Leipzig u. Wien 1904.
Rauber, A., Morph. Jahrbuch 1897 u. 1880. Regeneration der Kristalle, Leipzig 1895—1896.
de Réaumur, R. A., Mém. de l'Ac. des scienc. 1712. Mém. pour servir à l'histoire des Insectes. Te. 6 (Préface) 1742.
Roux, W., Gesammelte Abhandlungen, Leipzig 1895.
Schultz, E., Über umkehrbare Entwickelungsprozesse (Vorträge und Aufsätze über, Entw.-Mech., 1908, Heft 4).
Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich, Bonn 1878. Über Transplantation am Pflanzenkörper, Tübingen 1892.
Wilson, E. B., The cell in development and inheritance, 1896.

Biologie der Pflanzen

von

George Karsten,
Professor in Halle a. S.

Einleitung.

Die Erscheinungen, welche die lebenden Pflanzen bieten, die Art, wie sie auf äussere an sie herantretende Einflüsse reagieren, stellen uns verschiedene Fragen; einmal die Frage nach den Ursachen, die ihnen zugrunde liegen zweitens nach ihrer Bedeutung für das Leben der Pflanze. Beide Fragen sind in vielen Fällen einer experimentellen Beantwortung zugänglich und erst die Beantwortung beider führt zu einem vollkommenen Erkennen des Vorganges. Die Begründung der Erscheinung nach ihren Ursachen, nach dem mechanischen Zustandekommen etc. wird von der Pflanzenphysiologie gegeben, die Beantwortung der zweiten Frage nach ihrer Bedeutung für das Leben der Pflanze ist Sache der Pflanzenbiologie.

Ein Beispiel wird die Beziehung beider Disziplinen zueinander leichter klar stellen können. Eine Spaltöffnung kann durch Zusammenwirken des spezifischen Baues ihrer Schliesszellen mit den Änderungen ihres Turgescenzzustandes Verschluss oder Öffnung des Einganges zu den Intercellularräumen eines Blattes bedingen. Die Art und Weise festzustellen, wie Turgor und mechanischer Bau der Schliesszellen ineinandergreifen und bewirken, dass bei Turgorsteigerung eine Öffnung, bei abnehmendem Turgordruck ein Verschluss der Spalte sich ergibt, ist eine physiologische Aufgabe, die mit Hilfe physiologischer Experimente gelöst werden kann.

Wie aber Öffnung oder Schluss der Spalten auf das Blatt rückwirken, welche Bedeutung dieser oder jener Zustand für die Lebensarbeit, ja vielleicht für das Leben der Pflanze haben, und wie auf richtigem Funktionieren des genannten physiologischen Apparates bisweilen die Existenzmöglichkeit der Pflanzen beruht, das sind biologische Fragen, deren Beantwortung ebenfalls auf experimentellem Wege zu erreichen ist.

Damit dürfte das Verhältnis von Pflanzenphysiologie und Pflanzenbiologie bezeichnet sein. Es soll im Folgenden versucht werden, unter Voraussetzung und mit Anwendung der Physiologie die Biologie der Pflanzen klarzustellen.

Für den Ausdruck Biologie ist neuerdings nach dem Vorschlage *Haeckel's* die Bezeichnung Öcologie gebräuchlich geworden Es soll daher im folgenden die Biologie ganz allgemein die Lehre vom Leben bezeichnen und sie umschliesst als solche alle botanischen Disziplinen. Die Beziehungen der Pflanzen zu ihrer Umgebung, sowohl Standort wie konkurrierenden Organismen dagegen, wie ihre Anpassung an bestimmte ihnen stets oder in gewissen Entwickelungszuständen

auferlegte Verhältnisse bildet den Inhalt der Pflanzenöcologie. Es wird also von einer Öcologie der Keimung, der Ernährung, der Fortpflanzung gesprochen werden, und es liegen in spezielleren Fällen z. B. bei der Keimung der Cocosnuss, der Ernährung der Flechten, der Fortpflanzung der Fucaceen bestimmte öcologische Faktoren vor, die für das richtige Funktionieren in jedem Falle bestimmend wirken.

Die allgemein allen grünen Gewächsen zukommende Aufgabe im grossen Haushalte der Natur ist die Schaffung organischer Masse durch Assimilationsarbeit. Die nur zu einem geringen Bruchteil in der Atmosphäre enthaltene Kohlensäure wird von den Chlorophyllkörnern oder „Chromatophoren“ der lebenden Zellen unter der Einwirkung der Energie des Lichtes derartig gespalten, dass der Kohlenstoff unter Wasseraufnahme innerhalb der Zellen Kohlehydrate bildet, der Sauerstoff dagegen frei aus der Pflanze abgeschieden wird. So ist die Pflanzenwelt die einzige Quelle der Nahrung für Tier und Mensch, und ebenso für die chlorophyllfreien „saprophytischen“ und „parasitischen“ Pflanzen, die Bacterien und Pilze.

Neben der Nahrung liefert die Pflanzenwelt dem Menschen aber auch eine gewaltige Summe von Energie, die von den grünen Zellen der Pflanzen als Lichtenergie aufgenommen und in Form chemischer Energie im Pflanzenkörper festgelegt und aufgespeichert wird. Ein Baumstamm liefert in seinem Holze eine Summe von gespeicherter Energie, die wir durch Verbrennen des Holzes uns dienstbar machen und beliebig verwenden können. Und in sehr viel höherem Grade ist das zur Kohle — Braunkohle und Steinkohle — gewordene Holz längst vergangener Vegetationsperioden für alle im Dienste der Menschheit zu leistende mechanische Arbeit die wichtigste Energiequelle, die schliesslich nichts anderes darstellt, als die vor ungezählten Jahrtausenden aufgespeicherte Energie des dieser untergegangenen Pflanzenwelt zugestrahlten Lichtes.

Solche selbständig lebende Organismen werden als „autotroph“ bezeichnet, denen die „heterotrophen“ Parasiten und Saprophyten gegenüberstehen. Doch mag gleich hier angeführt sein, dass es gewisse chlorophyllfreie und doch autotrophe winzige Pflanzen gibt, die an Stelle der von jenen benutzten leuchtenden Energie der Sonne chemische Energiequellen sich dienstbar gemacht haben, die ihnen ebenfalls ein selbständiges, von vorgebildeter organischer Nahrung unabhängiges Leben ermöglichen (vergl. „Salpeterbakterien“).

Eine zweite allen Gewächsen zukommende Aufgabe ist ihnen mit den übrigen lebenden Organismen gemein, die Fortpflanzung und Vermehrung zur Erhaltung der Art; denn die Individuen sind vergänglich, nur die Arten sind etwas Bleibendes.

Ist damit die Aufgabe klar gegliedert, so ist zunächst doch über den Bau und Leben der Pflanzen das Notwendigste vorauszuschicken.

1. Kapitel.

Die Pflanzenzelle.

Die allen lebenden Organismen gemeinsame Lebenseinheit heisst „Zelle“; Pflanzen und Tiere bestehen aus Zellen. Bald umfasst eine einzige Zelle alle dem betreffenden Individuum zukommenden Lebensäusserungen, bald verteilt sich die Arbeit auf mehrere oder eine Vielheit von Zellen, einen Zellkörper.

Der lebende Zellbestandteil ist das „Protoplasma“. Pflanzenzellen können bald einen nackten Plasmaklumpen darstellen, wie die Schwärmsporen von Algen und Pilzen, die lediglich von einer „Plasmahaut“ umgeben sind. Eine derartige nackte Pflanzenzelle besitzt einen vom übrigen Protoplasma oder „Cytoplasma“ durch mehr oder minder scharfe Abgrenzung unterschiedenen „Zellkern“. Seltener sind mehrere Kerne nachweisbar, wie z. B. bei den grossen Schwärmsporen von Vaucheria. Ausser dem Zellkern finden sich gesonderte, bei den Algen grün gefärbte Zellinhaltsbestandteile vor, die „Chloroplasten“ oder „Chlorophyllkörper“. Kern und Chloroplasten können sich nur durch Teilung vermehren, sie werden, soweit unsere Erfahrung reicht, niemals neu gebildet. Die in Rede stehende lebende Zelle besitzt aber ausserdem noch eine Eigenschaft, die auf den ersten Blick den Pflanzen im allgemeinen zu fehlen scheint, sie ist beweglich.

Durch zwei längere oder kürzere, schmale Plasmabänder, „Cilien“ genannt, die am Vorderende hervorsprossen und nach allen Seiten hin Schwingungen auszuführen vermögen, wird der nackten Zelle eine mit einer gewissen Geschwindigkeit erfolgende Fortbewegung im Wasser ermöglicht.

In anderen Fällen sind nackte Plasmazellen, wie die Myxamöbenzustände der Myxomyceten, durch eine „amöboide“ Gestaltsveränderung ausgezeichnet, die sie befähigt, auf dem Substrat gleitende Bewegungen auszuführen, bei denen lebhafte Strömungen in ihrem Plasma kenntlich werden. Derartige „Amöben“ können dann zusammenfliessen und grössere Plasmavereinigungen, Plasmodien, bilden. Solche schwefelgelb gefärbte grosse Plasmodien von Fuligo varians z. B. oder kleinere durchscheinende von Didymium Serpula etc. bestehen lediglich aus lebendem Protoplasma und gestatten einen noch besseren Einblick als die immerhin fester geformten Schwärmsporen.

Man findet, dass die äussere Begrenzung eines solchen Schleimpilzplasmodiums aus durchsichtig hyalinem Plasma besteht, einer fast wasserklaren Masse, dem „Hyaloplasma“, welches wie das ganze Plasmodium Eiweissreaktion gibt. Diese Hautschicht besitzt keine oder schwächere Bewegung, sie stellt aber keine ein für allemal ausgesonderte Haut dar, sondern geht im Laufe der Entwickelung wieder in das übrige mit microscopischen Körnchen, den

„Microsomen“ reichlich durchsetzte und dadurch gefärbte „Körnchenplasma“ des Plasmodiums ein. Ebenso kann aber bei Aufnahme fester löslicher Substanzen seitens des Plasmodiums um die dabei gebildeten Flüssigkeitsvacuolen stets eine neue Hautschicht mit denselben Eigenschaften gebildet werden. Die eigentliche Strömung des Plasmas geht in dem inneren körnchenreichen Cytoplasma von statten. Richtung und Schnelligkeit der Bewegung wechseln ausserordentlich häufig und plötzlich.

Aus alledem geht hervor, dass diese lebende Protoplasmamasse, der zahlreiche kleine Kerne eingebettet sind, ausserordentlich wasserreich sein muss und in der Tat hängen alle erwähnten Lebensäusserungen von hinreichendem Wassergehalt ab. Beim Austrocknen geht die Beweglichkeit verloren und das Plasmodium tritt unter Bildung von sogenannten Fruchtkörpern in einen Ruhezustand ein.

Diesen nackten Zellen gegenüber ist nun die Mehrzahl der Pflanzenzellen mit einer festen Haut, der „Zellmembran“, versehen, die meist aus „Cellulose“ besteht. Diese Membran kann durch Einlagerung verschiedener Stoffe sehr verschiedene Eigenschaften annehmen, z. B. verholzen, vielfach ist sie aus mehr oder minder leicht verquellenden Pektinstoffen aufgebaut, die durch anderweitiges Farbstoffspeicherungsvermögen unterschieden sind; sie entspricht bei den Pilzen einem dem Chitin der Tiere nahestehenden Körper. In allen Fällen aber ist die Membran, soweit sie die direkte Umhüllung einer lebenden Zelle bildet, mit Wasser imbibiert und für Wasser durchlässig.

Dieser „permeablen“ Membran gegenüber stellt die ihr anliegende Plasmahautschicht einen „semipermeablen“ Körper dar, so dass Austritt der in der Zelle vorhandenen Stoffe und Eintritt neuer in die Zelle von dem Verhalten dieser Plasmahaut abhängig sind. Wenn uns die physikalisch-physiologischen Gesetze der „Osmose“ hier auch nicht weiter zu beschäftigen brauchen, so muss doch hervorgehoben werden, dass der als „Turgor“ bezeichnete Zustand, welcher dann eintritt, wenn das wandständige Plasma in mehr oder minder dicker Schicht durch den Druck der von ihm umschlossenen „Vacuole“ oder Vacuolen der festen Zellmembran angepresst und damit die Wand selber elastisch gespannt wird, dem normalen Zustand lebender, umhäuteter Zellen entspricht, und mit dem Leben verloren geht. Freilich kann auch durch starke Wasserentziehung eine lebende Zelle vorübergehend erschlaffen, indem der Plasmaschlauch nicht mehr überall der Wand angedrückt wird, und „Plasmolyse“ eintritt, die erst bei Wiederaufnahme von Wasser überwunden werden kann. Dass solche Wechselfälle im Pflanzenleben häufiger vorkommen, lässt das Schlaffwerden junger Triebe an heissen Tagen im Sommer zur Genüge erkennen.

Somit sind die Lebensbedingungen umhäuteter Zellen in mancher Hinsicht denen der nackten Plasmodien oder Schwärmer gegenüber verändert, doch bleibt auch ihnen die Beweglichkeit erhalten. So sieht man die Bacterien, Beggiatoen, Oscillarien, Diatomeen, Desmidiaceen etc. freie Ortsbewegungen mit Hilfe sehr verschiedenartiger Werkzeuge ausführen und, wo freie Ortsbewegung ausgeschlossen ist, verlaufen die Plasmaströmungen innerhalb der Zellen und bezeugen damit das auch unter veränderten Bedingungen überall vorhandene „Bewegungsvermögen des Protoplasmas“.

Nachdem hiermit dargelegt ist, dass die lebende Substanz in allen Fällen ihre charakteristischen Eigenschaften bewahrt, mögen zunächst die öcologischen Verhältnisse der „einzelligen Organismen“ oder der „Einzeller“ betrachtet werden. Freilich darf es zweifelhaft erscheinen, ob damit das Einfachere vorangestellt wird; denn der leichteren Übersicht über das Verhalten nur einer Zelle gegenüber, setzt die Vereinigung aller sonst auf einen ganzen Zellenstaat verteilten mannigfaltigen Lebensfunktionen in nur einer Zelle eine so grosse Kompliziertheit ihres Baues voraus, dass es ungewiss bleiben muss, ob man sobald imstande sein wird, alle ihre Geheimnisse aufzudecken.

Literatur:

E. Strasburger, Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progressus rei botanicae I. 1 Jena 1907. Daselbst die weitere Literatur.

2. Kapitel.

Einzellige Pflanzen.

Sucht man sich zunächst eine Übersicht über die Umgrenzung der als Einzeller zu bezeichnenden Organismen im Pflanzenreich zu verschaffen, so gehören öcologisch jedenfalls auch die Zellkolonien mit zu ihnen und sie würden alsdann die Bacterien, Cyanophyceen, Flagellaten, Myxomyceten, Peridineen, Diatomeen, Conjugaten und einen grossen Teil der Chlorophyceen umfassen, während von den Pilzen wohl nur die kleine Familie der Chytridiaceen hierher fällt, denn die sogenannten „Nichtzellulären Pflanzen“, wie die Siphoneen, die Oomyceten und Zygomyceten lassen sich besser den Ausführungen über das sonstige Pflanzenreich angliedern. Eine scharfe Grenze freilich bleibt immer schwer zu ziehen und so werden sich hier vielleicht Hinweise auf die höheren Pflanzen, dort ein Rückgreifen auf die Einzeller nicht überall vermeiden lassen.

Bacterien (1). Stäbchenförmige, kugelige, schraubenzieherförmig gewundene oder sonstwie geformte Zellen microscopischer Grösse sind die Bacterien überall verbreitete Organismen, deren winzige Dimensionen, geringes Gewicht und aussergewöhnliche Resistenzfähigkeit ihre Allgegenwärtigkeit zur Genüge erklären. Sie besitzen allgemein eine feste starre Membran und einen durch Plasmolyse davon abhebbaren Plasmakörper, dem jedoch der Zellkern fehlt. Viele Bacterien sind in Flüssigkeiten selbständiger Bewegungen mit Hilfe von einer oder mehreren, bis vielen „Geisseln“ fähig, andere bleiben unbeweglich. Ihre Vermehrung geschieht lediglich durch andauernde Zweiteilung; der Überwindung ungünstiger Temperatur-, Wasser- oder Ernährungsverhältnisse dient die Bildung von „Endosporen“.

Bekannt geworden sind die Bacterien hauptsächlich als Erreger infektiöser Krankheiten, wie der Tuberkulose, Milzbrand, Cholera, Diphterie usw. Ihre Lebensweise ist also in zahlreichen Fällen parasitisch. Noch häufiger sind wohl unter ihren Mitgliedern die Saprophyten, deren zahlreiche verschiedenen Formen zur Zerstörung aller organischen Reste nacheinander sich einzustellen

pflegen, wie z. B. die Abwechslung und Aufeinanderfolge der Arten bei den verschiedenen Gärungen zeigt.

Für die biologische Betrachtung erregen aber besonderes Interesse die hauptsächlich durch *Winogradsky*'s Untersuschungen (2) bekannt gewordenen „autotrophen Salpeter-Bacterienformen", die „nitrifizierenden Bacterien", die sich in zwei Gruppen sondern lassen. Die ersteren gewinnen aus der Oxydation des dem Boden zugeführten Ammoniaks zu salpetriger Säure ihre Lebensenergie, sie leben nur von anorganischem Material und erhalten den für ihren Zellaufbau notwendigen Kohlenstoff aus der Zersetzung der Kohlensäure, wobei sie, dank der aus dem Oxydationsprozess gewonnenen erheblichen chemischen Energie, der Energie des Lichtes, die den grünen Pflanzen denselben Prozess allein ermöglicht, entbehren können. Diesen Nitritbacterien, wie Nitrosomonas europaea, folgen die Nitratbacterien, Nitrobacterarten, und oxydieren ebenfalls bei völlig anorganischer Ernährung die salpetrige Säure weiter zu Salpetersäure [vergl. auch Leguminosenknöllchen S. 217].

Die Kenntnis des Stickstoffkreislaufes im Boden würde unvollständig bleiben, wenn nicht neben diesen Salpeter bildenden Bacterien auch der den Salpeter zu Ammoniak, ja zu freiem Stickstoff reduzierenden Bacillus denitrificans und Bacillus pyocyaneus gedacht würde. Diese treten neben anderen gleichsinnig arbeitenden Formen im gedüngten Boden zuerst auf, sie bedürfen organischer Nahrung, die sie ja reichlich im faulenden Dünger finden und erst wenn durch ihre Tätigkeit die organischen Stoffe vollständig aufgezehrt und die denitrifizierenden Formen darum eingegangen sind, vermögen die vorgenannten Nitrit- und Nitratbacterien zu gedeihen, die gegen organische Stoffe ausserordentlich empfindlich sind.

Dass eine grosse Gruppe der Bacterien, von denen die weisse Bodenüberzüge bildende Beggiatoa die bekannteste ist, in der Oxydation von Schwefelwasserstoff zu Schwefel und Schwefelsäure ihre Energiequelle besitzen (3) und daneben aller Wahrscheinlichkeit nach ebenfalls imstande sind, Kohlensäure ohne Zuhilfenahme des Lichtes zu assimilieren, mag wenigstens mit erwähnt sein, obgleich der strikte Beweis des autotrophen Lebens dieser Schwefelbacterien noch aussteht.

Die Cyanophyceen schliessen sich in mancher Beziehung den Bacterien insbesondere Formen wie Beggiatoa, morphologisch nahe an. Auch bei ihnen ist ein Zellkern nicht nachgewiesen, da *A. Fischer* (4) zeigen konnte, dass der von *R. Hegler* (5) in scheinbar allen caryokinetischen Stadien vorkommende Centralkörper kein Eiweiss enthält, sondern einem von ihm „Anabänin" genannten Kohlehydrat entspricht. Öcologisch dagegen unterscheiden sich die Cyanophyceen weit von den Bacterien, da sie mit Hilfe ihres hohlkugeligen resp. cylindrischen Chromatophores, dessen Chlorophyll durch das blaue „Phycocyan" überdeckt wird, imstande sind, die Energie des Lichtes zur Kohlensäureassimilation zu verwenden, wobei „Glycogen" als erstes wahrnehmbares Produkt gebildet wird. Inwieweit sie daneben etwa auf organische Nahrung, die ihnen an den meisten Standorten reichlich zufliessen dürfte, angewiesen sind, erscheint trotz mancher Anläufe als eine noch unzureichend geklärte Frage. Charakteristisch für die Blaualgen ist, dass ihre Zellen oder Fäden eine Scheide aussondern, die sie vollkommen überzieht und entweder die einzelnen Zellen resp.

Fäden gesondert erhält, wie es bei den „Oscillatoria“-Fäden, den von geschichteter, dicker Gallertscheide umhüllten Zellen von Gloeocapsa der Fall ist. Oder diese Scheiden verquellen sofort oder nach einiger Zeit vollkommen zu strukturloser Gallerte, welche die ganzen Kolonien als formlose, seltener bestimmt geformte (kugelige) Schleimmassen auftreten lässt. Dass diese dicken gallertigen Umhüllungen einen starken Schutz gegen Austrocknen darstellen, ist ja klar und für die an das Leben auf dem Lande gebundenen Arten wichtig, doch kommt den meisten Cyanophyceen auch noch die Fähigkeit zu, besondere Dauerzellen, Sporen, zu bilden. Über die Bewegungen, welche die Cyanophyceenfäden (6) aus der Familie der Oscillatoriaceen innerhalb ihrer Scheiden ausführen, indem sie sich der Länge nach unter Drehung um ihre Längsachse weiterschieben, ist genaueres hinsichtlich der Mechanik nicht auszusagen. Oscillatoriaceenmassen auf einen feucht gehaltenen Teller gelegt, sieht man nach Verlauf kurzer Zeit radial nach allen Seiten auseinander streben.

Die Flagellaten (7) sind farblose oder grüne, blaue, braune, gelbe oder rote einzellige Organismen, welche durch Längsteilung sich vermehrend ihre Zellen durch eine oder mehrere bis viele Geisseln in steter Bewegung erhalten. Ernährung teils saprophytisch, eventuell durch Aufnahme fester Nahrungsbestandteile, teils autotroph mit Hilfe ihrer der Kohlensäure-Assimilation fähigen Chromatophoren. Sexualität fehlt all diesen Formen, doch können viele von ihnen bei ungünstigen Vegetationsverhältnissen Dauerzustände bilden. Man darf die Flagellaten wohl als Ausgangspunkt der Algen betrachten, und das verleiht ihnen erhebliches Interesse. Öcologisch lässt sich allgemein Gültiges von ihnen kaum aussagen, was bei der Mannigfaltigkeit ihrer Formen, Ernährung und sonstigen Lebensweise nicht zu verwundern ist, und so muss für alle Einzelheiten auf die Spezialliteratur verwiesen werden.

Die Myxomyceten (8) und ihr Habitus, das Strömen ihrer Plasmodien, sind bereits S. 167 als Beispiel amöboider Plasmabewegung beschrieben. Ihre Ernährung geschieht durch Aufnahme organischer Teile, wie faulende Blattstücke, Lohe etc. in das Plasmodium. Bei der Umwandlung der Plasmodien in Fruchtkörper erfolgen bei Anlage der Sporangien paarweise Verschmelzungen der Kerne; diejenigen, welche keinen Genossen gefunden haben, gehen zugrunde. Diese „Caryogamie“ stellt eine sehr einfache Form sexueller Verschmelzung dar, denn auf die Vereinigung folgt eine typische Reduktionsteilung (S. 257), bevor die Sporenabgrenzung vollzogen wird. Bei der Sporenkeimung gehen bei der in dieser Hinsicht genau untersuchten „Ceratiomyxa“ je acht Schwärmer aus jeder Spore hervor, die früher oder später zu „Myxamöben“ werden und schliesslich zu vielen zu Plasmodien zusammentreten.

Die anschliessenden Gruppen der Conjugaten, Diatomeen und Peridineen, erstere mit grünen, die beiden anderen mit braunen oder gelben Chromatophoren versehen, bieten öcologisch mancherlei Gemeinsames. Wenn hier die Conjugaten (9) vorangestellt werden sollen, so wird man einwerfen, dass ihre eine Unterfamilie, die Zygnemaceen, ja gar keine einzelligen Gebilde seien, sondern Zellreihen darstellen. Dieser Einwand hätte schon für die Cyanophyceen erhoben werden können. In beiden Fällen sind jedoch die einzelnen Zellen der Fäden öcologisch selbständige Gebilde in Bezug auf Ernährung, Fortpflanzung etc. und bei den Zygnemafäden ist in der Natur häufig ein Zerfall in die einzelnen

Zellen zu beobachten, der nach *Benecke* (10) durch die verschiedensten Mittel künstlich in der Kultur herbeigeführt werden kann.

Die Conjugaten sind in allen ihren Mitgliedern: den Familien der Zygnemaceen, Desmidiaceen und Mesotäniaceen, Bewohner ausschliesslich süssen, zum Teil vorzugsweise torfigen Wassers, Meeresbewohner sind nicht bekannt. Die Zellen der Zygnemeen sind einfach cylindrisch — meist zu Fäden aneinander gereiht —, diejenigen der Mesotäniaceen kurzcylindrische Gebilde mit gerundeten Ecken. Die Desmidiaceen dagegen zeigen sehr wechselnde Formen, wie cylindrische Stäbchen, hornförmig gekrümmte, im Querschnitte kreisrunde Zellen und

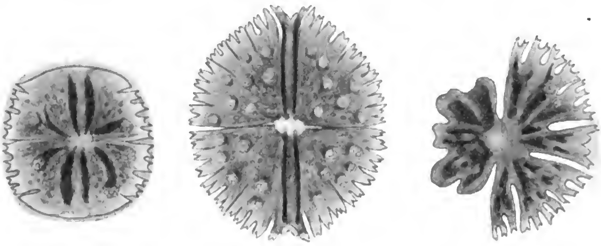


Fig. 1.

Vergr. a 220, b und c 100.

a Euastrum semiradiatum Kg. Zelle mit tiefem Mitteleinschnitt, in jeder Hälfte eine Chlorophyllplatte mit senkrecht aufgesetzten Strahlen in jedem Chromatophor. Zwei grosse Stärkeheerde. b Micrasterias rotata (Euastrum Rota Kg.). Zelle elliptisch mit dreiteiligen Hälften, durch tiefen Mitteleinschnitt gesondert In jeder Hälfte eine Chlorophyllplatte, die in der Mittellinie doppelt gewellt erscheint. Zahlreiche Amylumheerde. c Teilungsstadium einer gleichen Zelle, die andere Hälfte ist bereits abgestossen. Chlorophyllplatte noch stark zusammengeballt, da die Zellfläche nicht zu völliger Ausdehnung hinreicht. Die ältere Zellhälfte ist vermutlich auch noch nicht völlig ausgebildet, worauf die unregelmässigere Ausgestaltung hinweist. Micrasterias richtet sich im Wasser normalerweise aufrecht empor, was auf Ausbildung von Schleimstielchen oder doch kleinen Schleimvorstössen beruhen wird, die jedoch nicht nachgewiesen werden konnten, vergl. auch *Hauptfleisch*, l. c.

Gezeichnet von *K. Wangerin.*

sternförmige Bildungen, mehr oder minder flache Zellen von ausserordentlich zierlichem Bau mit Vorsprüngen, Buckeln, Stacheln, Einschnürungen, Ausrundungen etc., und zwar stets symmetrisch, da die Desmidiaceenzelle aus zwei symmetrischen Hälften (11) besteht, die bei der Zellteilung auseinanderweichen (Fig. 1c) und kleine, langsam heranwachsende neue Ergänzungshälften zwischen sich einfügen, worauf die beiden wieder vervollständigten Zellen sich trennen und selbständig weiterleben.

Neben dieser Vermehrung durch Zweiteilung findet sich nun ein Sexualprozess, der im wesentlichen darin besteht, dass je zwei Zellen ihren Inhalt miteinander vereinigen — auf die verschiedene Form braucht hier nicht eingegangen zu werden. Die „Zygote“ stellt das Vereinigungsprodukt dar. Sie vermag eine Ruheperiode durchzumachen und durchläuft vor ihrer Keimung einen Teilungs-

vorgang, der ihren aus der Vereinigung von zwei Kernen gebildeten doppelwertigen oder „diploiden“ Kern in vier Tochterkerne zerlegt, die entweder einzeln je einer der bei Keimung entstehenden vier Tochterzellen zugeteilt werden (Mesotaenium Braunii) oder unter Reduktion von zweien (bei Closterium, Desmidiacee) oder dreien (Spirogyra) nur zwei oder eine Keimzelle liefern (12).

Alle drei Familien umhüllen ihre Zellen mit dicken Gallertschichten. Bei den Mesotäniaceen geht diese aus den verquellenden äusseren Wandschichten hervor, bei den beiden anderen Familien wird die Gallerte durch feine und feinste Poren ausgeschieden und lässt sich vielfach in Stäbchenform aufgelagert nachweisen (13). Mit Hilfe dieser Gallerte können Desmidiaceenzellen und in geringerem Grade auch Zynemaceenfäden gleitende und durch die stärkere Schleimbildung am Pole bei Closterium „umschlagende“ Bewegungen (14) über dem Substrate ausführen, die teils auf äussere Einflüsse hin, wie Licht, in bestimmter Richtung erfolgen, teils aber, so bei den Zygnemaceenfäden, durch das ungleiche Wachstum innerhalb des Fadenverbandes mitbedingt sein mögen. Die Frage nach der öcologischen Bedeutung dieser Gallerthüllen ist ja einmal bereits durch den Nachweis erledigt, dass die Beweglichkeit der Zellen durch die Gallerte allein ermöglicht wird. Diese Beweglichkeit schliesst für zahlreiche der stattlichen Desmidiaceenzellen gleichzeitig in sich, dass ihren Zellhälften gleichmässig oder doch abwechselnd eine günstige Assimilationslage gesichert werden kann, indem das basale Gallertpolster den Zellen eine Aufrichtung (Fig. 1 b) ermöglicht. Dass die Beweglichkeit schliesslich auch einen gewissen Einfluss auf die Zueinanderführung der beiden copulierenden Zellen bei Desmidiaceen ausüben dürfte, scheint wahrscheinlich, und ein ähnliches Verhalten wird man auch für die Zygosporenbildung bei den Zygnemaceen annehmen dürfen, wenn hier auch die Mechanik der Bewegung weniger klar gelegt ist.

Ausserdem dürfte für Desmidiaceen, die häufig in den oberen Rändern eines Sphagnumpolsters sitzen, bei beginnender Austrocknung eine Gallerthülle einen wirksamen Schutz bieten können (Fig. 1 a). Das gleiche gilt natürlich für die vielfach in kleinen Pfützen auftretenden Zygnemaceen und in besonderem Grade für die Mesotäniaceen, welche vorzugsweise feuchte Wände bewohnen, wo sie naturgemäss häufiger der Trockenheitsgefahr ausgesetzt sein werden, so dass für diese Arten die Lage eine ähnliche ist wie für die Cyanophyceen.

Endlich dürfte, und das gilt vor allem bei Mesotäniaceen und Desmidiaceen, der Schleimbelag für die nackten, aus ihren Zellen ausschlüpfenden Plasmaballen beim Zusammentritt zur Bildung der Zygosporen einen notwendigen Schutzmantel darstellen, der kaum entbehrlich ist.

Die Diatomeen (15) (oder Bacillariaceen) umfassen eine ausserordentlich grosse Mannigfaltigkeit von Zellformen, die jedoch alle darin übereinstimmen, dass ihre Wandung aus zwei „Schalen“ zusammengesetzt ist, welche wie Deckel und Schachtel übereinandergreifen (Fig. 2 b, c, e). Die Schalen sind nicht wachstumsfähig und ein Zellenwachstum kann nur durch Entfernung der Schalen voneinander, d. h. durch Verlängerung der die Schalen verbindenden „Gürtelbänder“ stattfinden, ein Prozess, der in einigen Fällen durch stete Einschiebung neuer Zwischenbänder resp. Zwischenschalen lange Zeit andauern kann und recht ansehnliche Zellen, wie z. B. bei Rhabdonemaarten oder Rhizosolenien, zu liefern vermag. In solchen Fällen sind die „Schalenseiten“ winzig im Verhältnis zu den „Gürtel-

seiten" bemessen. Die Substanz der Schalen besteht aus Pektinstoffen (16), die überaus gleichmässig von Kieselsäure durchdrungen sind, so dass sich die feinsten Zeichnungen der Schalen (Fig. 2 d) sowohl am Kieselsäureskelett wie den sorgfältig ihrer Kieselsäure beraubten organischen Schalenresten nachweisen lassen.

Die lebenden Bestandteile des Protoplasmakörpers sind je nach der Körperform der betreffenden Art angeordnet. Der Kern liegt meist etwa im Schwerpunkt der Zelle in einem centralen Plasmabande, das den Zellraum durchsetzt. Die Chromatophoren sind entweder klein und von rundlich-ovaler Form zahlreich in der Zelle vorhanden oder grosse, in Ein- oder Zweizahl vertretene Platten, mit fest bestimmter Lage innerhalb der Zelle (Fig. 2 a—c).

Nach ihrer Zellform und Körpersymmetrie teilt man die Diatomeen (17) in zwei grosse Unterfamilien ein, die Pennatae mit schiffchen- oder stabförmigen Schalen und fiederartiger Schalenzeichnung. Diese Pennatenformen sind vorzugsweise am Grunde oder epiphytisch auf höheren Algen oder anderen Wasserpflanzen lebende Arten, die grossenteils mit lebhafter Beweglichkeit ausgestattet sind. Von diesen unterscheidet man die Centricae (Fig. 3), deren Schalen mehr oder minder kreisförmigen Umriss haben oder sich auf einen solchen zurückführen lassen. Neben weniger zahlreichen Grundformen stellen die Centricae die grosse Masse der die Meeresfläche bewohnenden Planktondiatomeen, denen ein eigenes Bewegungsvermögen in der Regel abgeht.

Dieser weit auseinander gehenden Lebensweise entspricht eine ebenso grosse Differenz der Entwickelung in den beiden Abteilungen, die des Verständnisses der öcologischen Verhältnisse halber hier nicht ganz umgangen werden kann.

Wie sich bei einiger Überlegung aus dem Mangel eines Wachstumsvermögens der Schalen ergibt, müssen die aufeinander folgenden, durch stete Zellteilung gebildeten Generationen andauernd kleiner werden, da bei jeder Teilung zwei neue „Schachtelteile" in die zu „Deckelteilen" werdenden alten Schalen eingeschoben werden. Es resultiert also stets eine der Mutterzelle gleiche und eine um den Schalendurchmesser kleinere Zelle usw. Wird nun auch durch das von *O. Müller* (18) aufgefundene und begründete Teilungsgesetz, nach dem sich die kleinere Tochterzelle stets erst in der übernächsten, die grössere bereits in der nächsten Teilungsperiode teilt, eine allzu schnelle Grössenminderung hintangehalten, so erreicht schliesslich die Zelle doch die untere Grenze, wo bei weiterer Grössenabnahme ihre Existenzfähigkeit in Frage gestellt ist.

Dieser in ihrer Organisation begründeten Verkleinerung arbeitet die Zelle durch periodenweise Bildung von Vergrösserungszellen, „Auxosporen" genannt, entgegen; bei den pennaten Diatomeen ist nun diese Auxosporenbildung in der Regel mit sexueller Fortpflanzung verbunden. Der Vorgang verläuft dann in seiner Grundform so, dass aus der Vereinigung von zwei sich in Gallerthüllen einschliessenden, oder doch aneinander festhaftenden, und in je zwei Tochterzellen sich teilenden Mutterzellen (Tetradenteilung) durch paarweises Zusammentreten der Tochterzellen zwei Auxosporen entstehen, die zu der grösstmöglichen Zelldimension heranwachsen und so zu einem neuen Ausgangspunkt der weiteren Generationenfolge werden. Die zahlreichen Modifikationen (19) dieses Vorganges können uns hier nicht weiter beschäftigen. In den meisten Fällen aber ist die

Vereinigung der beiden Mutterzellen zum Zwecke der Zygotenbildung von ihrer Bewegungsfähigkeit abhängig, die ihnen gestattet, zueinander zu gelangen.

Die Bewegung der Pennaten Diatomeen ist bedingt durch Strömungen ihres Zellplasmas in dem als „Raphe“ bezeichneten Bewegungsorgan, das an seiner freien Öffnung den Plasmastrom mit dem Medium in Berührung bringt



Fig. 2.

a Navicula cuspidata. Schalenlage. Zellkörper mit (dunkel gehaltenen) bis an die Mittellinie reichenden Chromatophoren, an den Wänden entlang liegend. Mittleres Plasmaband mit Zellkern, Öltröpfchen etc. b Dasselbe in Gürtelansicht; das Übereinandergreifen der Schalen ist zu beachten. c Surirella calcarata in Gürtellage. Die Chromatophoren nur im Profil gezeichnet, die vielfach eingeschnittenen Ränder nur an dem oberen isolierten Stück und den in die Raphenverbindungskanäle reichenden Zipfeln angedeutet. Grosse centrale Plasmamasse mit Kern, Centrosom und kleinen Fetttröpfchen. An der Kante der Flügel verläuft die Raphe (Kanalraphe, *O. Müller*). d Schalenzeichnung von Navicula (Pinnularia) viridis mit der fiederigen, durch innere Kämmerchen hervorgerufenen Zeichnung und der geschwungenen, vom einen Endknoten über den Mittelknoten zum andern Endknoten verlaufenden Raphe. (Pinnularien-Raphe, *O. Müller*.) e Schalen derselben Art in Gürtellage.

Alle Figuren stark vergrössert. a—c nach *Lauterborn*, d und e nach *Pfitzer*.

und die Zellen durch den Rückstoss am Wasser fortzubewegen vermag. Der Bau dieser Raphe ist ein sehr verschiedener (Fig. 2 c, d) und in seiner oft recht verwickelten Beziehung zur Fortbewegung durch zahlreiche ausgezeichnete Arbeiten von *O. Müller* (20) klargestellt worden; damit ist der definitive Nachweis geführt, dass andere, früher gesuchte Bewegungsorgane, wie Cilien, Pseudopodien etc., fehlen.

Derartige bewegliche Grunddiatomeen sind nun vielfach in fortdauernder Bewegung begriffen, so bei Navicula, Pinnularia, Nitzschia, Surirella etc.; sie

können dabei beliebige Lagen gegen den Lichteinfall einnehmen, sowohl auf Schalenseiten wie auf Gürtelseiten gleiten, wobei nach dem Mechanismus ihrer Bewegung das Substrat keine Rolle spielt, so dass sie auch frei zu schwimmen vermögen. Die Chromatophoren decken die Zelloberfläche meist im ganzen Umkreise bis auf geringfügige Schlitzstellen, so dass die Assimilation stetig voran gehen kann; als Assimilationsprodukt sieht man fettes Öl in Tropfenform auftreten.

Diesen ständig sich bewegenden Arten stehen andere gegenüber, die die grösste Zeit ihres Lebens auf Gallertstielen, welche sie aus Poren ihrer Schalen ausscheiden, festsitzen und so in ungeheuren Mengen Blätter von Wasserpflanzen oder andere untergetauchte Substrate bedecken. Sie sichern sich dadurch eine günstige Lichtlage und, indem die jüngeren Individuen stets neue Gallertstiele ausscheiden, können sie nicht leicht überdeckt und von der Belichtung abgeschnitten werden. Solche Arten sind Gomphonema, Brebissonia etc., die sowohl beim Einnehmen ihrer Standorte wie auch beim Beginn der sexuellen Auxosporenbildung, wo „männliche" Zellen „weibliche", ihnen sonst gleichgestaltete aufsuchen, ihre Bewegungsfähigkeit beweisen. Von diesen ist es dann nur ein Schritt zu denjenigen, welche keine Bewegungsorgane besitzen, aber ebenfalls mit Gallertpolsterchen sich am Substrat festheften, wie Synedra, Rhabdonema, oder zu Ketten vereinigt lange Bänder bilden, die vom Substrat ausgehend mit den freien Enden im Wasser flottieren wie Grammatophora, Fragilaria, Gallionella und Melosiraarten. Ob solchen Zellen etwa mit Hilfe ihrer Gallertpolster noch eine Bewegungsmöglichkeit freisteht, wie sie vorhin für die Desmidiaceen beschrieben ward, ist bisher nicht untersucht worden.

Die letztgenannten Melosiraarten gehören zu den wenigen centrischen Formen, die trotzdem Grunddiatomeen sind. Weitaus die Mehrzahl der Centricae hat aber die völlig abweichende Lebensart frei schwebender Planktonzellen (21) angenommen.

Unter Plankton versteht man nach dem Vorgange von *Hensen* das frei im Meere schwebende und treibende Material von Pflanzen und Tieren, die beide den höheren selbständig sich bewegenden Tieren direkt oder indirekt als Nahrung dienen. *Hensen* sucht zu zeigen, dass das Phytoplankton, welches allein autotroph zu leben imstande ist, die einzige Quelle aller Nahrung sein muss für die gesamte Tierwelt der Hochsee, dass also zwischen Pflanzenwelt und Tieren dasselbe Verhältnis im Meere bestehen müsse, wie es auf dem Lande überall herrscht. Das wird trotz der neuerdings erhobenen Einwendungen (22) ja im letzten Grunde auch nicht bestritten werden können. Nun ist aber im Meere wie auf dem Lande die Assimilationsarbeit der chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen stets an die Gegenwart hinreichender Lichtmenge und -intensität gebunden, und da diese in den Weltmeeren nur in den oberen 200 bis 400 m zu finden ist, muss das assimilierende Pflanzenmaterial stetig in dieser Höhe schwebend erhalten werden, wenn es für diesen grossen Stoffwechselprozess aktiv in Betracht kommen soll. Es handelt sich also um andauerndes Schweben! Die Frage, wie es möglich ist, dass Pflanzenzellen, deren sämtliche Bestandteile spezifisch schwerer als das Wasser sein dürften, ständig schwebend darin verharren können, löst sich, wenn man mit *Wolfg. Ostwald* (23) das Schweben

als äusserst langsame Fallbewegung auffasst. Für diesen Fall gilt die Formel:

$$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Übergewicht}}{\text{Formwiderstand} \times \text{innere Reibung des Mediums.}}$$

Sonach ist das Schweben erreicht (24), wenn die Sinkgeschwindigkeit = 0 wird, was durch Zunahme der beiden Faktoren des Nenners oder eines von

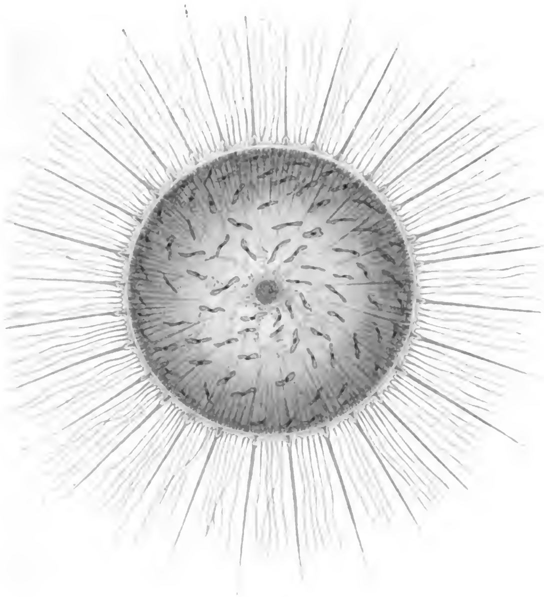


Fig. 3.

Gossleriella tropica, $^{400}/_{1}$. Zelle mit zahlreichen kleinen Chromatophoren und dem central gelegenen Kern. Rings am Rande die fallschirmartig wirkenden, wagerecht abgespreizten Borsten und Haare der Aussenschale. Auf der Oberfläche der Innenschale die bereits angelegten gleichen Organe für die nächste Zellgeneration.

Nach *G. Karsten*, Indisches Phytoplankton.

ihnen geschehen muss. Die innere Reibung des Wassers wächst mit seiner Dichte, so dass niedere Temperatur und hoher Salzgehalt zur Erhöhung dieses Faktors führen. Damit steht das umgekehrte Verhalten des zweiten Faktors im Zusammenhange.

Der Formwiderstand der Diatomeenzelle wird entweder durch übermässige Verlängerung der Zelle mit Hilfe der vorhin geschilderten Art des Wachstums

erreicht, wie bei Rhizosolenia oder durch übermässige Länge der Schalen wie bei Thalassiothrix, in selteneren Fällen durch fallschirmartige Ränder an völlig centrischen Formen, wie Planktoniella und Gossleriella (Fig. 3), meist jedoch durch Kettenbildung der Zellen, wie bei Fragilaria und besonders noch bei den ausserdem mit langen Borsten ausgerüsteten Chaetocerasarten (Fig. 4).

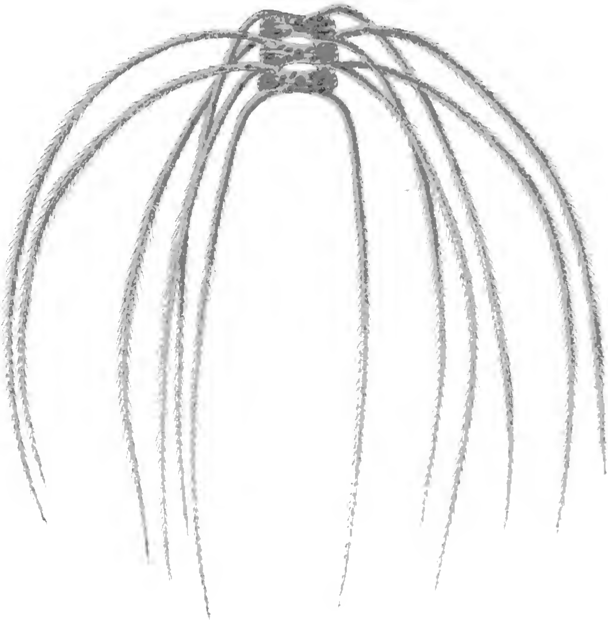


Fig. 4.

Chaetoceras indicum, $^{333}/_{1}$. Drei Zellen zu einer kleinen Kette vereinigt. Zahlreiche Chromatophoren und ein Kern in jeder Zelle kenntlich. Die lang abspreizenden Hörner verwachsen an ihrer Basis, wo sie einander kreuzen und halten damit die Kette zusammen. Die zarten Härchen der Borsten dienen zur Vergrösserung des Formwiderstandes.

Nach *G. Karsten*, Indisches Phytoplankton.

Da auch diese Zellen demselben Gesetze der Zellteiluug unter steter Schalenverkleinerung unterworfen sind, so ist auch bei ihnen zeitweilige Auxosporenbildung geboten, die in der einfachst denkbaren Weise verläuft (25). Die betreffende Zelle wirft die eine Schale ab und lässt ihren aus der Öffnung hervortretenden Plasmakörper zu dem Umfang einer um das 2—∞ fache ver-

grösserten Zelle anschwellen, die sich alsdann mit 2 entsprechenden Schalen umgibt und weiter zu teilen vermag.

Die Sexualitätsvorgänge (26), soweit hier solche überhaupt bekannt geworden sind, bleiben aber von der Auxosporenbildung völlig unabhängig. Es werden hier vielmehr „Gameten", d. h. nackte, mit zwei Cilien begabte, bewegliche Schwärmer zu vielen in jeder Zelle gebildet, die aller Wahrscheinlichkeit nach

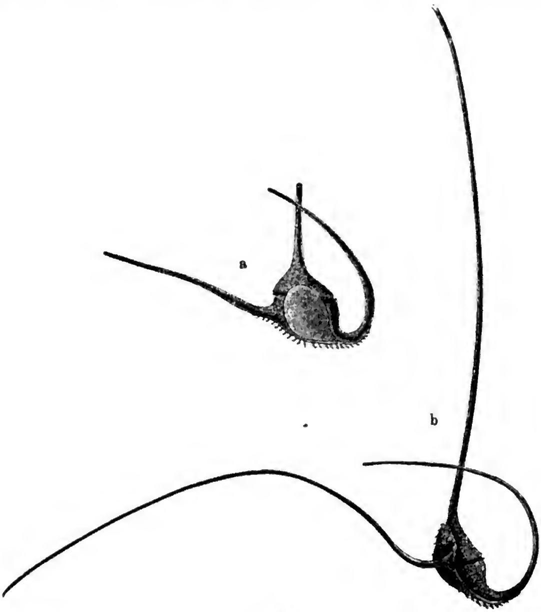


Fig. 5.

Ceratium reticulatum Pouchet var. contorta Gourret. a ein Individium aus dem kalten Küstenstrom des Atlantischen Ozeans; b ein solches aus dem wärmeren Indischen Ozean bei gleicher Vergrösserung $^{125}/_{1}$, um die durch verschiedene Dichte des Wassers bedingte Formdifferenz und verschiedene Grösse des Formwiderstandes zu zeigen.

Nach *G. Karsten*, Indisches Phytoplankton.

paarweise miteinander verschmelzen und ihre Zygote direkt oder auf Umwegen zu den normalen Zellen heranwachsen lassen. Diese Zygotenbildung im treibenden Materiale des Weltmeeres wird ermöglicht und ihr Eintreten gesichert durch das Zusammenhaften grösserer Planktonflocken vermittelst der langen Haare, Borsten und Fanghaken, die z. B. bei Chaetoceras und letztgenannte Haken besonders bei Corethron sich finden.

An die frei schwimmende Lebensweise der Planktondiatomeen schliessen sich öcologisch eng an die Peridineen, die teils aus nackten Zellen, wie Gymnodinium und andere Arten, bestehen, teils aus wohlgepanzerten und höchst eigenartig geformten einzelligen Organismen. Stets sind sie ausgezeichnet durch den Besitz von zwei langen Geisseln: einer Quergeissel, die sich in einer den Körper umlaufenden Querfurche verbirgt und einer nach hinten gestreckten Längsgeissel, die etwa in der Mitte des Körpers angeheftet, einer Längsfurche eingebettet ist (27). Bei den gepanzerten Formen ragen die Geisseln aus der Geisselspalte, einer der Querfurche an ihrem Schnittpunkte mit der Längsfurche naheliegenden Öffnung des Panzers, hervor. Durch Kombination der Schwingungen beider Geisseln kommt eine Vorwärtsbewegung der Zelle unter Rotation um die Längsachse zustande. Der Panzer der Peridineen besteht aus zahlreichen einzelnen Platten, die in Nähten miteinander verfalzt sind. Durch flügelartiges Vorstehen dieser Nähte, insbesondere auch der Querfurchenränder (28), durch langes Auswachsen von plasmaerfüllten Hörnern, kommt bei den Peridineen der zur Schwebefähigkeit erforderliche Formwiderstand zustande, und die beistehende Fig. 5 mag gleichzeitig die Beeinflussung der Körperform durch den zweiten im Nenner des Bruches (vgl. S. 177) stehenden Faktor zeigen. Fig. 5a entspricht einer Zelle aus dichtem Wasser, dessen innere Reibung also einen relativ ansehnlichen Wert besitzt, Fig. 5b stellt eine specifisch gleiche Zelle aus Wasser von etwas geringerer Dichte dar. Das Minus an innerer Reibung des Mediums wird hier durch ansehnliche Vergrösserung des Formwiderstandes der Zelle ausgeglichen.

Auf zwei Punkte muss hier noch kurz eingegangen werden. Zunächst geschieht das mächtige Auswachsen der Membranplatten bei den Peridineen auf eine sonst kaum an pflanzlichen Zellen vorkommende Weise: durch „extramembranöses“ Plasma, d. h. durch Plasma, das aus Poren der Membran austritt und von aussen her diese Leisten den Zellmembranen aufsetzt, an denen die Zelle zeitlebens fortbaut, wie von *Schütt* in den genannten Arbeiten, für Ornithocercus z. B., festgestellt werden konnte.

Der zweite Punkt betrifft die Funktion der Geisseln. Für die Hochseeperidineen wie auch für die anderen gepanzerten schweren und sparrigen Formen wird die lokomotorische Fortbewegung wohl weit eher den Strömungen obliegen, als diesen Geisseln. Dagegen würden die Geisseln gute Dienste leisten können falls eine Copulation wie bei den Desmidiaceen stattfinden sollte. Doch lässt die einzige bisher über einen solchen Vorgang vorliegende Beobachtung von *E. Zederbauer* (29) auch andere Deutung zu.

Wenn nun noch der Vergleich über die Beteiligung von Diatomeen und Peridineen an der Bevölkerung der Hochseefläche mit Pflanzenmaterial gezogen werden soll (30), so stellen die Peridineen die typischen Hochseebewohner dar, mit einer in den wärmeren Meeren überall gleichmässigen Verbreitung, die stets neben ihnen vorhandenen Diatomeen erhalten ein Übergewicht, sobald reichlichere Nährstoffe vom Lande her bemerkbar werden, oder wo sinkende Temperatur die empfindlicheren Peridineen zurückdrängt.

Von den Chlorophyceen sollen in dieser Zusammenstellung der einzelligen Pflanzen nur die Formen der Volvocaceen *(Fr. Oltmanns,* l. c. I 148) betrachtet werden. Hierher gehören die Zellkolonien, Cönobien genannt, von

Stephanosphaera, Pandorina, Eudorina und Volvox, um nur die bekanntesten und wichtigsten zu nennen. Der Entwickelungsgang von Volvox globator, als der höchstentwickelten Form, lässt sich von einer Zelle, einer sogenannten Parthenogonidie aus verfolgen. Durch zwei gekreuzte Wände entstehen zunächst vier Zellen, die eine etwas ausgehöhlte Scheibe bilden. Durch weitere Segmentierung dieser vier Zellen, die hier im einzelnen nicht interessieren, wird eine sich immer mehr vertiefende Schale, schliesslich eine fast geschlossene Hohlkugel gebildet. Die erst zuletzt sich schliessende Öffnung entspricht dem vorderen Pole, der bei der Ortsbewegung, die durch lange von jeder Zelle paarweise entwickelte Cilien vermittelt wird, unter steter Rotation vorangeht. Der Plasmakörper jeder Zelle führt einen Chloroplasten und jede Zelle tritt mit ihren Nachbarzellen durch armförmige Auswüchse und die Wand durchsetzende Tüpfel in Verbindung, so

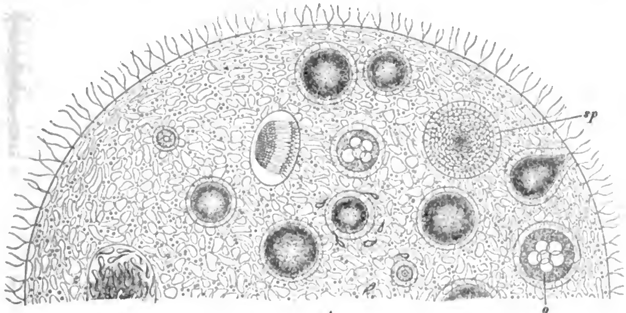


Fig. 6.

Volvox globator nach *F. Cohn*. Halbteil einer geschlechtlichen Kolonie von Volvox globator. Am Rande die Cilien der vegetativen Zellen sichtbar, die übrige Oberfläche von einer Menge vegetativer Zellen gebildet, zwischen denen ihre gallertigen Membranen weisse Räume bilden. Eizellen (o) und Spermatozoiden bildende Antheridien (sp) einzeln in der Kolonie verteilt. Aus *Engler-Prantl*, Pflanzenfamilien.

dass dieser vielzellige Organismus trotzdem einem einheitlichen Plasmakörper entspricht. Höchst eigenartig aber ist die Wandbildung. Durch mächtiges gallertiges Aufschwellen der Mittellamelle, die nur innen und aussen eine sehr dünne, scharf begrenzte Wand übrig lässt, wird der Plasmakörper der Zelle auf einen minimalen Raum eingeengt, der von der Fläche gesehen, durch die zu den Nachbarzellen hin die Gallertschicht durchsetzenden Arme, ein sternförmiges Aussehen erhält.

Das sind die einander durchweg gleichenden vegetativen Zellen von Volvox. Gewisse Zellen aber haben besondere, der Fortpflanzung dienende Funktionen zu erfüllen. Einmal jene Parthenogonidien, aus deren einer die Entwickelung von Volvox verfolgt werden konnte. Sie liegen zu etwa acht am Hinterende unter den vegetativen Zellen verteilt und machen

hier den geschilderten Entwickelungsgang durch. Bei Beginn der stärkeren Wölbung werden sie aus dem Verbande in den inneren Hohlraum hinein entlassen, wo sie ihre Ausbildung vollenden und schliesslich aus einem Riss des Mutterindividuums entweichen.

Aber auch eine sexuelle Fortpflanzung kommt bei Volvox vor (Fig. 6). In den sexuellen Cönobien bilden sich ebenfalls am Hinterende ca. 30 grosse runde, tief dunkelgrün gefärbte und cilienfreie Zellen, die von einer dicken Gallerthülle umgeben sind; es sind die Eizellen. Im gleichen oder, bei anderen Arten, besonderen Cönobien bilden sich, wiederum aus je einer Zelle, im Hinterende verteilte Antheridien aus, die eine grosse Zahl spindelförmiger, zwei seitlich vom schnabelartigen Vorderende inserierte Cilien führender Spermatozoiden hervorbringen, welche, bei der Reife nach innen oder aussen entleert, die Eier befruchten. Aus der Zygospore geht bei der Keimung nach Sprengung der Sporenwand und Bildung einer Gallertschicht in ähnlicher Weise wie aus der Parthenogonidie eine neue Volvoxkugel hervor.

Auf die Entwickelung dieser Volvoxcönobien ist etwas näher eingegangen, weil hier innerhalb eines Individuums der Pflanze eine ausgeprägte Arbeitsteilung wahrzunehmen ist, die bei den bis dahin betrachteten Einzellern völlig fehlte. Bei den Cyanophyceen, Conjugaten, Diatomeen und Peridineen sind alle Zellen in gleicher Weise für die Assimilation tätig, wachstums- und teilungsfähig, also für die asexuelle Vermehrung geeignet, alle Zellen der Conjugaten und Diatomeen sind gleichmässig zur Zygosporenbildung unter geeigneten äusseren Umständen befähigt; ein Unterschied konnte nirgends wahrgenommen werden. Hier bei Volvox und in minderer Weise schon bei anderen Volvocineen tritt eine Arbeitsteilung ein; die Mehrzahl der Zellen ist auf die vegetative Tätigkeit allein beschränkt, andere, ausgewählte, sorgen für die Vermehrung der Individuen auf ungeschlechtlichem Wege, dritte endlich für die sexuelle Vermischung zweier Zellen, und diese männlichen und weiblichen Zellen entstammen eventuell wiederum verschiedenen Cönobien. So dienen der besonderen Funktion auch besondere Individuen, und in jedem Individuum sind wieder zahllose Zellen in den Dienst des Cönobiums gestellt, die einen sorgen für die Ernährung, andere für die Propagation, noch andere für die Sexualität. Eine derartige Arbeitsteilung wird sich bei weiterer Betrachtung der höheren, ganze Zellkörper bildenden, unzählige Zelleinheiten umfassenden Pflanzen immer wieder zeigen; allen Zellen ist eine bestimmte Funktion zugeteilt, für die ihre Ausrüstung geeignet ist, und alle wirken zusammen, das betreffende Pflanzenindividuum zunächst zu vegetativer Entwickelung zu bringen, mit der dann periodenweise die Vermehrung und Fortpflanzung abwechselt. Die Individuen gehen damit eventuell zugrunde, aus der Vereinigung ihrer der Fortpflanzung dienenden Zellen aber gehen neue Individuen derselben Art hervor.

Literatur.

1. *A. Fischer*, Vorlesungen über Bacterien. 2. Aufl. Jena 1903. Daselbst weitere Literatur.
2. *S. Winogradsky*, Recherches sur les organismes de la nitrification. 1—5 mémoire. Ann. de l'inst. *Pasteur*. IV, V. 1889—91. — *Derselbe*, Contributions à la morpho-

logie des organismes de la nitrification. Arch. des sciences biol. Inst. impér. de méd. expér. St. Petersbourg I. 1892. — *Derselbe*, Zur Microbiologie des Nitrifikationsprozesses. Centralbl. f. Bacteriol. II. 2. 1896.

3. *S. Winogradsky*, Über Schwefelbacterien. Bot. Ztg. 1887. 493. — *Derselbe*, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bacterien. Leipzig 1888.
4. *A. Fischer*, Die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Ztg. 1905. I. Abt. S. 105.
5. *R. Hegler*, Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceen-Zelle. Jahrb. f. w. Bot. 36. 1901. S. 229.
6. *K. Kolkwitz*, Krümmungen bei den Oscillariaceen. Ber. D. Bot. Ges. XIV. 1896. 422 nnd XV. 1897. 460.
7. *G. Klebs*, Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. bot. Inst. Tübingen 1. 233. — *Derselbe*, Flagellatenstudien. Jahrb. f. w. Zoolog. 1892. Bd. 55. 265. — *G. Senn*, Flagellaten in *Engler-Prantl*'s Pflanzenfamilien 1. 1a. — *F. Oltmanns*, Morphologie und Biologie der Algen I. 3—34. 1904.
8. *A. de Bary*, Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien. 1884. — *E. Jahn*, Myxomycetenstudien. Ceratiomyxa. Ber. D. Bot. Ges. XXVI a. 1908. 342.
9. *A. de Bary*, Conjugaten. Leipzig 1858. — *Carl Nägeli*, Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1848.
10. *W. Benecke*, Zerfall der Conjugatenfäden in die einz. Zellen. Jahrb. f. w. B. XXXII. 453.
11. *P. Hauptfleisch*, Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen. Diss. Greifswald 1888.
12. *Fr. Oltmanns*, l. c. 53 ff. — *A. de Bary*, l. c. 34. — *H. Klebahn* Studien über Zygoten I. Keimung von Closterium und Cosmarium. *Pringsh.* Jahrb. XXII. 415. — *V. Chmielewsky*, Materialien zur Morphologie und Physiologie des Sexualprozesses bei niederen Pflanzen. Arb. d. Ges. d. Naturforscher d. Charkower Univ. 1890. 25. — *A. Tröndle*, Copulation nnd Keimung von Spirogyra. Bot. Ztg. 1907. LXV. I. 187. — *G. Karsten*, Entwickelung der Zygoten von Spirogyra jugalis. Flora XCIX. 1909. 1.
13. *G. Klebs*, Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. bot. Instit. Tübingen. II. 333. 1886/88.
14. *E. Stahl*, Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Ztg. 1880. Sep. 27. — *G. Klebs*, Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biol. Centralbl. V. 353. 1885/86.
15. *E. Pfitzer*, Ban und Entwickelung der Bacillariaceen. Bonn 1871. Daselbst die ältere Literatur. — *F. Oltmanns*, l. c. 91. Hier die seitdem erschienenen Arbeiten.
16. *M. L. Mangin*, Observations sur les diatomées. Ann. des sciences nat. IX. sér. Botanique. VIII. 177. 1909.
17. *F. Schütt*, Bacillariaceae. *Engler-Prantl*, Pflanzenfamilien. I. 1 b. 1896.
18. *O. Müller*, Die Zellhaut und das Gesetz der Zellteilungsfolge von Melosira arenaria. *Pringsheim*'s Jahrb. f. w. B. XIV. 232. 1884.
19. *G. Karsten*, Diatomeen der Kieler Bucht. Wissensch. Meeresuntersuchungen. Abt. Kiel. N. F. 4. 1899. Hier ältere Literatur. — *Derselbe*, Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeis, Surirella und Cymatopleura. Flora 1900. Bd. 87. 251.
20. *Otto Müller*, Die Ortsbewegung der Bacillariaceen. I—VII. Ber. D. Bot. Ges. 1893—1909.
21. *V. Hensen*, Über die Bestimmung des Planktons etc. Kommission z. wissenschaftl. Untersuch. Deutscher Meere in Kiel 1882/86. 12.—16. Jahrg. Berlin 1887. — *Fr. Schütt*, Pflanzenleben der Hochsee. Leipzig u. Kiel 1893.
22. *A. Pütter*, Der Stoffhaushalt des Meeres. Zeitschr. f. allgem. Physiol. VII. 321. und Ref. von *H. Lohmann*, Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie etc. II. 10. 1909.
23. *Wolfg. Ostwald*, Zur Theorie des Planktons. Biolog. Centralbl. XXII Nr. 19. 1902. — *Derselbe*, Theoret. Planktonstudien. Zoolog. Jahrb. XVIII. Heft 1. 1903.
24. *Val. Haecker*, Tiefseeradiolarien. Valdivia Exped. XIV. 3. 560. 1908.

25. *Fr. Schütt*, Auxosporenbildung von Rhizosolenia alata. Ber. D. Bot. Ges. IV. 8. 1886.
26. *G. Karsten*, Die sogenannten „Microsporen“ der Planktondiatomeen und ihre weitere Entwickelung, beobachtet an Corethron Valdiviae. Ber. D. Bot. Ges. XXII. 545. 1904. — *P. Bergon*, Bull. Soc. bot. de France. Bd. 54. 327. 1907. Weitere Literatur in der letzten Publikation darüber: *Jos. Schiller*, Microsporenbildung bei Chaetoceras Lorenzianum. Ber. D. Bot. Ges. XXVII. 351. 1909.
27. *Fr. Schütt*, Die Peridineen der Planktonexpedition. I. Ergebnisse der Planktonexpedition. Bd. IV. Kiel u. Leipzig 1895.
28. *Fr. Schütt*, Zentrifugales Dickenwachstum der Membran und extramembranöses Plasma. *Pringsh.* Jahrb. XXXIII. 594. 1899. — *Derselbe*, Erklärung des zentrifugalen Dickenwachstums der Membran. Bot. Ztg. II. Abt. 1900. 245.
29. *E. Zederbauer*, Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von Ceratium hirundinella. Ber. D. Bot. Ges. XXII. S. 1. 1904. — *V. Jollos*, Dinoflagellatenstudien. Archiv für Protistenkunde. 1910. 19. Bd. 178.
30. *G. Karsten*, Indisches Phytoplankton. D. Tiefseeexped. II. 2. 468. 1907.

3. Kapitel.

Öcologie der Keimung (1).

Ein an irgend einen seine Weiterentwickelung zulassenden Ort gelangter Samen einer höheren Pflanze mag als Ausgangspunkt dienen. Ein solcher Samen umschliesst in seiner schützenden Schale einen „Embryo“, die Anlage eines neuen Pflanzenindividuums, das bisweilen nur aus wenigen Zellen besteht, meist jedoch einen bereits vielzelligen Körper darstellt. Mitgegeben sind dem Embryo Reservestoffe wie Stärke, Fett, Eiweiss, die entweder im Embryokörper selbst abgelagert wurden, oder in seinen Kotyledonen Platz fanden, oder endlich ein den Embryo umschliessendes oder doch mit ihm eng verbundenes Nährgewebe bilden.

Die erste wichtige Frage für die Reaktivierung des im Samen ruhenden Protoplasmas, das nur einen sehr geringen Wassergehalt besitzt und eben dadurch befähigt war, eine Ruheperiode ohne Nachteil zu überstehen, ist die Aufnahme von Wasser.

Schon eine geringe Wassermenge erweckt das ruhende Samenprotoplasma zu neuem Leben; die eingestellte Atmungstätigkeit beginnt wieder und damit die „Dissimilation“ der Reservestoffe, auf deren Kosten der weitere Verlauf der Keimung vonstatten geht.

So bedingt die Wasseraufnahme das neue Leben des keimfähig gebliebenen Samens und stellt den Beginn der selbständigen Weiterentwickelung junger Pflanzenindividuen dar. Häufig lässt sich beobachten, dass neu angesäete Rasenflächen, die bei anhaltend trockenem Wetter keine Spur von Leben erkennen liessen, nach dem ersten Regenfalle alsbald zahlreiche grüne Blattspitzen hervorstrecken; die Samen bedurften ausgiebiger Durchfeuchtung, um keimen zu können. Nun werden ja im Boden, auch wenn er unserem Gefühl trocken erscheint immer noch ansehnliche Wassermengen festgehalten und ein Teil davon dürfte bereits von den quellungsfähigen Samenschalmembranen aufgenommen werden

können, doch sind ihren Konkurrenten gegenüber solche Samen günstiger gestellt, die an ihrer Oberfläche Schleimschichten als Ausrüstung führen. Sie können auch geringe Wasserquantitäten mit grösserer Energie sich aneignen und länger festhalten, so dass alle Teile des Samens alsbald völlig durchtränkt werden müssen.

Solche Schleimüberzüge der Oberhaut sorgen nun gleichzeitig für Festlegung der Samen an den Erdpartikelchen, mit denen sie in Berührung gekommen sind. Nach den Angaben von *F. Lüdtke* (2) waren Leinsamen, denen durch Schütteln mit Glasperlen die aufgequollene Schleimschicht genommen war, in der Keimung erheblich benachteiligt gegenüber gleichzeitig ausgesäten, denen ihre Schleimschicht eine fixe Ruhelage sicherte. Einige Keimungsversuche mit Sinapis- und Brassicasamen ergaben mir ebenfalls, dass Samen, deren Schleimschicht völlig verquollen und gelöst war, bevor sie ausgesät wurden, Mühe hatten, sich festzuwurzeln.

Trotzdem wird man nicht fehlgehen, wenn daneben die Bedeutung der Schleimschicht für das dauernde Festhalten einer Wassermenge hervorgehoben wird, die in innigem Verbande mit den imbibitionsfähigen Wandschichten eine schnellere und vollständigere Durchdringung aller lebenden Zellen bewirkt. Für die schnellere Wasseraufnahme und die relativ grössere Menge festgehaltenen Wassers sprechen folgende Wägungen verschiedener Samen:

25 Weizenkörner, trocken	1,143 g	+ 0,959 g
eingequellt, nach 18 Stunden	1,793 „	= 83,8 %
„ „ weiteren 24 Stunden	2,102 „	
25 sehr kleinkörnige Maissamen, trocken	3,118 g	+ 0,632 g
nach 18 Stunden	4,527 „	= 20,27 %
weiteren 24 Stunden	4,750 „	
25 Sinapis alba, trocken	0,083 g	+ 0,190 g
sogleich eingequellt	0,170 „	= 229 %
nach 18 Stunden	0,273 „	
15 Cobaea scandens, trocken	0,975 g	+ 1,639 g
eingequollen	1,614 „	= 167 %
nach 24 Stunden	2,614 „	
15 Cuphea procumbens, trocken	0,030 g	+ 0,073 g
eingequollen	0,095 „	= 243,33 %
nach 24 Stunden	0,103 „	
15 Ruellia strepens, trocken	0,058 g	+ 0,115 g
eingequollen	0,122 „	= 198,27 %
nach 24 Stunden	0,173 „	

Die Wägungen sind eingestellt, sobald keine weitere Gewichtszunahme mehr beobachtet wurde.

Es ergibt sich, dass die mit Schleimhüllen versehenen Samen fast durchweg mehr als das Doppelte ihres Gewichtes an Wasser sofort aufzunehmen imstande waren und somit schnell in den Besitz einer ihrem Gewichte überlegenen

Wasserhülle gelangten, die sich dann innerhalb weiterer 18—24 Stunden verhältnismässig wenig zu steigern brauchte, um volle Sättigung zu erreichen. Dies ist freilich offenbar auch von der grösseren oder geringeren Masse der Samen abhängig, wie Cobaea zeigt, deren relativ grosse Samen langsamer gesättigt waren und prozentisch hinter Sinapis und Cuphea erheblich zurückblieben. Zea dagegen und Triticum hatten sich nach 18 Stunden erst in den Besitz einer relativ geringen Wassermenge setzen können und der Unterschied zwischen beiden Samen ist auch noch ausserordentlich gross, was darauf beruhen dürfte, dass bei Zea alles Wasser nur durch Vermittelung des Keimlings eindringen muss, da die steinharte Samenschale nichts aufnimmt noch passieren lässt, während beim Weizen die äusseren Membranen ebenfalls aufquellen und Wasser speichern. Somit würde Zea wohl noch bei längerer Versuchsdauer — nach 48 Stunden ward der Versuch abgebrochen — eine stärkere Wasseraufnahme haben zeigen können.

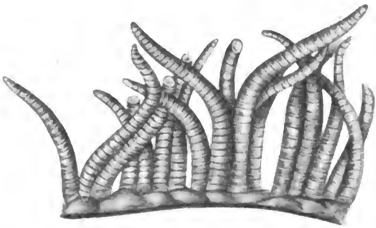


Fig. 7.
Schleimhaare der Samenschalepidermis von Ruellia strepens im gequollenen Zustand.
Vergr. 220 mal. Gezeichnet von *K. Wangerin.*

Die Schleimschichten sind nun zum Teil so eigenartig, dass mit einigen Worten darauf näher eingegangen sein mag, um zu zeigen, wie verschiedenartige Wege von der Pflanze eingeschlagen werden können. Vielfach sind auf der Samenepidermis Schleimhaare vorhanden, die bei Benetzung aufquellen und den Samen in einen Mantel gequollenen Schleimes einhüllen; so ist es bei Acanthaceengattungen (3) wie Asteracantha, Dyschoriste, Blepharis, Ruellia etc. Beistehende Fig. 7 stellt das Verhalten von Ruellia strepens dar. Man erkennt zahlreiche mit zierlichen Ringeln versehene, gegen das Ende hin verjüngte Haare, die im trockenen Zustande der Samenoberfläche eng angepresst waren, abgespreizt und durcheinander gewirrt. Im Verlaufe von 1—2 Stunden verquellen sie in ihrer Mehrzahl vollkommen von der Spitze beginnend, wie hier schon einigen die Spitze verloren gegangen ist. In anderen Fällen enthalten die Epidermiszellen selbst den Schleim; so verquillt bei Cydonia, Linum etc. die ganze Epidermiszelle zu einem geschichteten, nur noch von der Cuticula überdeckten Schleim, sobald Wasser hinzutritt, und in etwas anderer Weise findet sich dasselbe bei zahlreichen Cruciferen, bei Polemoniaceen und Labiaten etc. Bisweilen wird der innerhalb der Epidermis gespeicherte Schleim in verschiedener Form nach Benetzung zum Austritt gebracht wie bei Cobaea als langgezogene Spiralfäden von zäh-schleimiger Beschaffenheit. Besonders kompliziert sind die Verhältnisse bei Cupheaarten, so bei Cuphea viscosissima, wo nach der Untersuchung von *Correns* (4) die in den Epidermiszellen gebildeten Schleimhaare nach Benetzung ein Membranstück der Aussenwand, das ihrer Ansatzstelle entspricht und durch stärkere Chlor-Zink-Jod-Reaktion ausgezeichnet ist, emporheben, worauf das mit Schleim gefüllte Haar

sich langsam umkrempelt, etwa wie man den Finger eines Handschuhes mit seiner Innenseite nach aussen wenden kann, wobei der gesamte schleimige Haarinhalt entleert werden muss. Oder aber es sind nur einige besonders hervortretende Rippen der Wandung als Schleimorgane ausgebildet, so vor allem bei einsamigen Früchten wie bei Anthemis, Chamomilla, Artemisiaarten, Scorpiurus, Medicago und anderen. Bei den Beerenfrüchten wird leicht eine Schicht der fleischigen Fruchtwände als wassersammelnde Oberfläche erhalten bleiben; so sind die meist nur in geringer Zahl entwickelten Samen der javanischen Myrmecodiafrüchte in dieser feuchten Hülle alsbald keimfähig und es bedarf eines vorsichtigen Austrocknens im Exsiccator, wenn die Keimung hintangehalten werden soll, um die Samen zu versenden und erst in Europa zur Keimung zu bringen. Für Befestigung und Wasserversorgung dient in ausgezeichneter Weise eine Verbindung von Schleimepidermis mit Schleimendosperm wie bei Trigonella foenum graecum. Dass solcher Schleim im Endosperm als Reservestoff verbraucht wird, wie *Tschirch* (5) hervorhebt, ist ja eigentlich selbstverständlich und braucht die gleichzeitige Bedeutung als wasserspeicherndes Organ durchaus nicht auszuschliessen.

Für die Mehrzahl der Samen sind gewisse Stellen der Samenschale für die Wasseraufnahme geeigneter als andere. Vor allem die Micropyle und das Hilum sind die Orte, welche dem Wassereintritt nur geringen Widerstand entgegenzusetzen pflegen. So sieht man beim Einquellen von Phaseolussamen oder auch dem von Vicia Faba häufig an der Raphe, und zwar meist wohl an der dem Hilum entsprechenden Stelle, eine Menge kleiner Luftblasen aufsteigen, die die langsame Verdrängung der zwischen den grossen der Samenschale anliegenden Kotyledonen vorhandenen Luft durch das eindringende Wasser anzeigen und die Stelle der grössten Durchlässigkeit erkennen lassen. Kommt es nicht zum freiwilligen Blasenaustritt, so lässt er sich durch geringen Druck auf die Wölbung bei Phaseolus sicher erreichen. Dem entspricht, dass *Haberlandt* (6) bei Versuchen, die Wasseraufnahme von Samen mit und ohne Eintauchen des Nabels zu bestimmen, folgende Resultate von Gewichtszunahme in Prozenten des Anfangsgewichtes erhielt: Phaseolus multiflorus

	A ohne Eintauchen der Raphe	B ganz eingetaucht
nach 1 St.	0,3 %	5,09 %
„ 2 „	0,97 %	12,78 %
„ 3 „	2,51 %	24,14 %

Ein ähnlicher Versuch ergab bei Cucurbita:

nach 1 St.	36,5 %	42,9 %
„ 2 „	44,5 %	53,8 %
„ 3 „	48,6 %	57,6 %
„ 6 „	56,9 %	64,4 %
„ 24 „	72,0 %	75,1 %
„ 48 „	78,8 %	80,7 %

Beim Samen von Canna und ähnlich bei Nelumbium sind über die ganze Schalenoberfläche verteilte Spaltöffnungen die Eintrittstellen des Quellwassers von denen sich nach *Haberlandt* 650—700 auf einem Samen finden.

Stellt man nun die **Befestigung am Standorte** als gleichmässig wichtige Lebensfrage neben die Wasseraufnahme, so kommen die kleinsten Samen ja gewiss leicht in jeder Bodenspalte und Ritze unter. Zahlreichen mit Flugorganen ausgerüsteten Samen können diese bei Befeuchtung gleichzeitig als Befestigungsorgane dienen, wie die langen Flughaare von Asclepiadeen- und Apocyneensamen (7), von Bromeliaceen u. dgl., was für die epiphytisch auf Baumästen lebenden Vertreter dieser Familien von grosser Bedeutung sein dürfte. In gleicher Weise können eventuell auch wohl die Elateren von Equisetum am feuchten Erdboden (doch vgl. auch S. 268), diejenigen von Polypodium imbricatum (8) an Baumästen Nutzen gewähren. Von weiteren Ausrüstungsformen der Samen, die ihrer Befestigung dienen, seien nur einige der auffälligsten genannt: So ist der hygroskopischen Grannen von Stipa, Avena, Heteropogon und Aristidaarten (9) bei den Gräsern, oder der bekannten Erodium-Teilfrüchte zu gedenken, welche bei Befeuchtung gerade gestreckt, austrocknend sich schraubig einrollen und durch abwechselnde Streckung und Rollung in die Erde eindringen. Ebendahin gehören diejenigen Pflanzen, welche ihre ganzen Früchte in der Erde verbergen, wie Arachis hypogaea, Amphicarpa monoica, Trifolium subterraneum, Okenia hypogaea. Durch Abwärtskrümmung (10) und übermässige Verlängerung des Blütenstieles dringen die jungen Fruchtanlagen in den Boden ein, wobei teils (Okenia) eine der Wurzelspitze ähnliche Zuspitzung des Vorderendes das Eindringen ermöglicht, teils (Trifolium subterraneum) (11) durch Umbildung von Kelchblättern zu sich rückwärts krümmenden Haken nach *Darwin* das Eindringen in den Boden erleichtert werden soll und wohl auch das Wiederherausreissen erschwert wird.

Bekannt ist ja auch, dass Cyclamen europaeum, und andere Arten, ihre positiv heliotropen Blütenstiele nach stattgehabter Befruchtung spiralig einrollt und so die Samen im Boden reifen lässt; ähnlich wirkt die Umwandlung positiven in negativen Heliotropismus auf die Blüten- resp. Fruchtstiele von Linaria Cymbalaria, welche die Samen in die Spalten und Ritzen der von ihr bewohnten Gemäuer einführt. Die spiralige Einrollung der Blütenstiele von Vallisneria nach stattgehabter Bestäubung dürfte wohl nur als Reaktion auf die Belegung der Narbe mit Pollen aufzufassen sein. Öcologisch ist auch hier ein Fall gegeben, der die Bergung der Früchte an einem für die Samenkeimung günstigen Orte gewährleistet.

Sind damit die allgemeinen Bedingungen für die ersten Keimungsstadien skizziert, so gibt es doch noch eine grosse Menge weiterer Umstände, die für die Keimungsöcologie Wichtigkeit besitzen und Erwähnung verlangen. Zunächst ist der Samen, auch wenn er aus einer reifen Frucht entleert wird, durchaus noch nicht immer sogleich keimfähig. Es gehen in der bis zur Keimung bleibenden Ruhezeit Veränderungen seines lebenden Inhaltes, wahrscheinlich chemischer Art, vor sich, oder es wird der nur sehr unvollständig entwickelte Embryo während des Winters ausgebildet, Erscheinungen, die unter der Bezeichnung der **Nachreife** zusammengefasst werden und die Schnelligkeit der späteren Keimung erheblich modifizieren. Zu diesen bei der Nachreife vor sich gehenden Veränderungen, die den Samen erst keimfähig machen, gehört bei zahlreichen Pflanzen die Einwirkung winterlicher Kälte (12); erst nach einer mehr oder weniger eingreifenden Frostperiode können die Samen von Sambucus nigra, Cytisus

Laburnum, Thlaspi rotundifolium etc. keimen. Ebenso wird dahin zu rechnen sein die Passage durch den Darmkanal von Vögeln, Fledermäusen oder Säugern, die bei einigen Pflanzen die Samen an Keimfähigkeit gewinnen lässt (13), wie z. B. bei Ilex paraguayensis, Crataegus oxyacantha. Acacia arabica, Eugenia malaccensis, Pimenta vulgaris; ausserdem nach *Kerner* (14) bei Berberis, Ribes, Lonicera, Amarantus, Polygonum, Urtica, während die Mehrzahl der unverletzt den Darm passierenden Samen anderer Pflanzen nach demselben Autor eine Verzögerung der Keimung beobachten lässt.

Zu derartiger Nachreife ist auch zu zählen das von *A. Fischer* (15) aufgedeckte Verhalten der Samen unserer Wasserpflanzen, wie Sagittaria, Alisma, Sparganium, Potamogeton etc., die der in den biochemischen Prozessen, wie sie sich am Grunde stehender oder langsam fliessender Gewässer ständig abspielen, frei werdenden Säuren, und zwar ihrer Wasserstoff- oder Hydroxylionen, bedürfen, um keimfähig zu werden, während sie ohne solche Säureeinwirkung jahrelang zwar lebend erhalten, aber nicht zur Keimung gebracht werden können.

Das Eintreten der Keimung selbst hängt, nachdem die Nachreife überwunden und genügende Feuchtigkeit vorhanden ist, vor allem von einer hinreichenden Temperatur ab, die für jede Pflanzenart ihr specifisches Minimum besitzt, das gerade eine Keimung zulässt, während die Schnelligkeit und Intensität des Vorganges mit steigender Temperatur wächst bis zum Optimum, um bei weiterer Steigerung sehr schnell wieder abzufallen und jenseits des von der Pflanze ertragenen Temperaturmaximums mit dem Tode der Pflanze zu endigen.

Merkwürdigerweise ist aber neben Feuchtigkeit, Temperatur und Sauerstoffgehalt der Luft auch noch eine starke Beeinflussung der Keimung durch das Licht vorhanden. Während man annehmen sollte, dass für die im Schoss der Erde sich bergenden Samen, Dunkelheit das Geeignetste sein würde, ist das durchaus nicht allgemein gültig. Vielmehr verlangen zahlreiche Samen nach hinreichender Imbibition mit Wasser eine mehr oder minder starke Belichtung (16), so diejenigen von Allium suaveolens, Aquilegia atrata, Drosera capensis, Ficus aurea, Gesneriaceen, Luzula albida, Myricaria germanica, Nicotiana Tabacum, Pitcairnia peregrina, Poaarten, Ranunculus sceleratus, Soldanella montana u. a. Erst nach einer, unter Umständen nur kurze Zeit dauernden, Belichtung, bei der vielfach das Grüne des Spectrums den stärksten Einfluss zu besitzen scheint, während in anderen Fällen Dunkelrot und Dunkelblau die günstigste Wirkung ausüben, tritt bei diesen Lichtkeimern die Keimung ein. Welchen Einfluss das Licht ausübt, ist nicht genau zu sagen, doch scheint es auch hier sich um chemische Veränderungen zu handeln, die mit der Belichtung ausgelöst werden. Das dürfte auch aus der Beobachtung von *Lehmann* (17) sich ergeben, dass frisch geernteter Samen von Ranunculus sceleratus, Stellaria media — voraussichtlich auch Lamium purpureum, Veronica Tournefortii, V. polita — die auf mit Wasser befeuchtetem Filtrierpapier, nur bei Gegenwart von Licht auszukeimen vermochten, im Dunkeln aber die Keimung durchaus verweigerten, nach Ersetzung des Wassers durch etwa 1% *Knop*'sche Nährlösung auch im Dunkeln anstandslos auskeimten. Auf ähnliche Einflüsse des Substrates hatte bereits *Heinricher* und andere Autoren in der angeführten Literatur hingewiesen und so wird man annehmen dürfen, dass unter natürlichen Verhältnissen die Belichtung durch chemische Einflüsse des Substrates ersetzt wird.

Leichter erklärlich erscheint demgegenüber die Tatsache, dass diesen „Lichtkeimern“ eine sehr grosse Zahl von „Dunkelkeimern“ gegenübersteht, die jede Keimung bei Belichtung verweigern oder doch nur mit grosser Verspätung und in ungünstiger Prozentzahl eintreten lassen. Solche Dunkelkeimer sind z. B.: Phacelia tanacetifolia, Nemophila insignis, Allium Cepa, Allium Porrum, Allium Schoenoprasum, Veratrum album, Pedicularis Sceptrum Carolinum, Lychnis lapponica, Nigella sativa, Asphodelus ramosus, Delphinium elatum, Dianthusarten, Soldanella alpina. Doch spielen bei dieser Abhängigkeit der Keimung von Licht und Dunkelheit noch viele Faktoren, wie Grad der Reife, Belichtungsfarbe und -dauer mit hinein, so dass eine Zusammenfassung unter einem einheitlichen Gesichtspunkt vorerst noch ausgeschlossen ist.

Ganz besondere Keimungsbedingungen sind in den Fällen zu erfüllen, wo es sich um Samen parasitischer Pflanzen handelt. Doch lassen sich Abstufungen erkennen, die mit den specifischen Anpassungen in Verbindung stehen. So ist bei den Cuscutaarten (18), die einen von eiweissreichem Endosperm umgebenen fadenförmigen Keimling in ihrem Samen bergen, keine abweichende Keimungsbedingung vorhanden; erst nach Austritt des Embryos aus der Samenschale fällt das Fehlen der Keimblätter und die lange fadenförmige Streckung des Stengels auf, der mit Hilfe steter Nutationen seines oberen Endes Nährpflanzen zu erreichen sucht, ohne die er alsbald zugrunde gehen müsste. Es ergibt sich also hieraus, dass der Samen von Cuscuta nicht eines durch die Nähe einer Wirtspflanze ausgeübten Reizes bedarf, um zur Keimung zu gelangen, und darin unterscheidet sich die Pflanze von der Mehrzahl anderer Holoparasiten, z. B. Orobanche (19). Die Orobanchesamen sind klein, von einer porösen, netzförmig verdickten einschichtigen Samenschale umgeben und von etwa eiförmiger Gestalt. Sie werden vom Winde leicht verbreitet und dringen mit dem Regenwasser in den Boden ein. Ihr Embryo besitzt weder Wurzel noch Kotyledonen und liegt als kleinzelliger ovaler Körper im relativ grosszelligen Endosperm der Micropyle genähert. Diese Samen nun bedürfen zur Keimung des Kontaktes oder doch der Nähe der Wurzel einer Nährpflanze. In diesem Falle wächst der Embryo (Fig. 8) nach Durchbrechung der Micropyle zu einem Schlauche langgestreckter Zellen aus, der bei Berührung mit der Nährwurzel sein Längenwachstum einschränkt, stark anschwillt und direkt in das Rindengewebe der Wirtswurzel eindringt. Ähnlich ist die Keimung von Cynomorium (20), wo *Weddel* beobachten konnte, dass der völlig homogen erscheinende Embryo sich zu einem fadenförmigen Körper verlängert; das Radicularende schwillt spindelförmig an, sobald es den Wirt erreicht hat, während das Stammende im Samen stecken bleibt. Nach den Beobachtungen *Heinricher*'s (21) ist auch für Lathraea clandestina und Lathraea Squamaria, ebenso für den grünen Hemiparasiten Tozzia eine Berührung oder unmittelbare Nähe der Samen mit der Wirtswurzel notwendig, wenn sie zur Keimung gebracht werden sollen. Es liegt nahe, hier an chemische

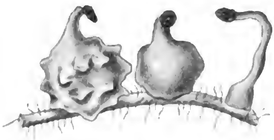


Fig. 8.
Keimung von Orobanche ramosa auf einer Hanfwurzel. Nach *Caspary*.

Beeinflussungen zu denken, wie sie bei Keimung unserer Wasserpflanzen etc. vorher angeführt werden konnten.

Während nun für die übrigen grünen Halbschmarotzer wie Euphrasia, Odontites, Alectorolophus und Bartschia eine derartige chemische Beeinflussung für ihre Samenkeimung nicht notwendig ist, lässt sich die Keimung der Baumäste bewohnenden Loranthaceen nicht ohne direkten Kontakt der Samen denken. Bei unserem einheimischen Viscum album kommt nach *Wiesner* (22) aber als weitere notwendige Keimungsbedingung hinzu, dass sie nur bei hinreichender Belichtung, die etwa dem diffusen Tageslicht entspricht, stattfindet und merkwürdigerweise, dass Luftfeuchtigkeit vermieden wird, da die Mistel bei der Keimung sich als xerophile Pflanze zeigt und mit dem im Samen gespeicherten Wasser ausreicht. Tropische Loranthaceen dagegen bedürfen höherer Feuchtigkeit, und zwar tropfbaren Wassers und sind ebensowenig wie Loranthus europaeus auf Licht zur Keimung angewiesen. Von Interesse ist, dass der zum Haften der Samen dienende, in den Beeren enthaltene Viscinschleim für die Keimung hinderlich erscheint.

Erstes Austreten des Keimlings aus der Samenschale.

Ist durch die Wasseraufnahme die Lebenstätigkeit des Keimlings im Samen angeregt und sind die im Einzelfall notwendigen Bedingungen für eine Keimung erfüllt, so wird er durch aktives, auf Kosten der Reservestoffe einsetzendes Wachstum alsbald aus der Samenschale hervortreten müssen. In der Regel ist die Wurzelspitze der zuerst die Schale durchbrechende Teil des Keimlings. Die Orientierung des Embryos ist im Samen ja meist derart, dass die Wurzel gegen die Micropyle gerichtet ist und diese, obschon verwachsene Stelle, scheint dem Keimling den geringsten Widerstand zu bieten; so ist es vorteilhaft, dass die Wurzel ihre Stosskraft auf diese eine Stelle der Schale konzentrieren kann. Die zunächst allein vortretende Wurzelspitze wird alsbald von dem dickeren Teil der Wurzel und dem Hypocotyl gefolgt und damit die Öffnung der Schale erweitert, ihre Teile mehr und mehr auseinander gedrängt. Harte Samenschalen werden auf diese Weise in zwei oder drei Rissen aufgesprengt, häutige Schalen, wie sie sich nach starkem Aufquellen vielfach darstellen, reissen beim Durchdrängen von Wurzel und Hypocotyl mehrfach ein. Die Aufquellung von Endosperm resp. Kotyledonen helfen stetig mit zu einer Erweiterung der Öffnung bis zum völligen Auseinanderklaffen der Schalenteile. In einigen Fällen wird von der austretenden Wurzel ein deckelartiges Stück der Schale abgehoben, das entweder (Elatine hexandra) an der Schale oder am heraustretenden Keimling resp. dem vorragenden Endosperm (Reseda virescens) haften bleibt.

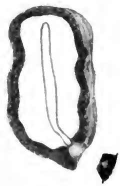


Fig. 9.

Samenlängsschnitt von Strelitzia reginae nach *Tschirch*. Der dem Wurzelende des Keimlings vorgelagerte Pfropf ist ausgestossen. Vergr. 1/1.

Weit auffälliger ist das Verhalten vieler Monocotylensamen in dieser Hinsicht, die, wie z. B. die Zingiberaceen und Musaceen, einen scharf umschriebenen Deckel über der Wurzelanlage des Embryo besitzen, die ohne zwischenliegendes

Endosperm direkt an die Samenschale stösst. Beim Beginn der Keimung wird durch die erste Streckung des Embryo dieser Deckel abgesprengt (Fig. 9) und dem Austritt der Wurzel steht nichts mehr im Wege. Ebenso besitzen zahlreiche Palmen, wie Cocos, Phytelephas u. a. Keimlöcher in der festen Steinschale ihrer Samen, die zum Austritt des Embryos dienen.

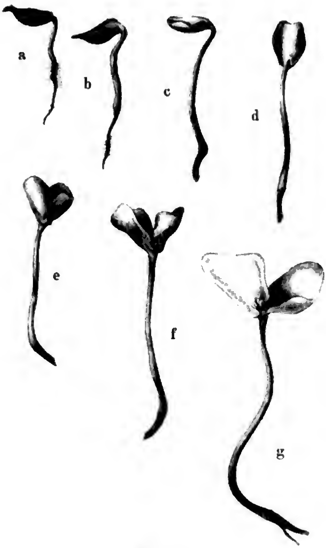


Fig. 10.

Calycanthus floridus. Aufeinander folgende Keimungsstadien. Kotyledonen umeinandergerollt. Wurzeln c—g abgeschnitten.

Vergr. $^3/_4$. Gezeichnet von *K. Wangerin.*

Gleich bei dem ersten Ausreten des Wurzelendes aus der Samenschale macht sich der positive Geotropismus geltend. So krümmt sich Wurzel und auch Hypokotyl dem Substrate zu und die alsbald hervorsprossenden Wurzelhaare befestigen den Keimling am Standort.

Für die weitere Betrachtung wird es sich empfehlen, die bei den Dikotyledonen, den im allgemeinen zwei Keimblätter besitzenden Pflanzen, vorliegenden Verhältnisse, von denen der nur mit einem Keimblatte ausgestatteten Monokotyledonen zu trennen, da mancherlei wesentliche Unterschiede vorhanden sind.

Bei den Dikotylen nun entwickeln sich die beiden Kotyledonen, die entweder selber Nährstoffe gespeichert haben, oder von einem Nährgewebe (Endosperm oder Perisperm) umgeben sind, zu grünen Assimilationsorganen, die also notwendig aus der Samenschale heraustreten und sich im Lichte ausbreiten müssen. Sie erlangen dann häufig eine ansehnliche Grösse und leiten die selbständige Kohlenstoffernährung der Pflanze ein. Dieser weitaus häufigere Fall heisst epigäische Keimung. Oder aber die Kotyledonen sind die eigentlichen Reservestoffspeicher, dicke fleischige Körper, die innerhalb der Samenschale verbleiben, daher nicht ergrünen und von dem seitlich aus der Samenschale herauswachsenden Keimling langsam ausgesogen werden: hier spricht man von hypogäischer Keimung. Als Beispiel epigäischer Keimung diene die Fig. 10. Aus dem Samen von Calycanthus ist die Wurzel bereits zu ansehnlicher Länge ausgewachsen und mit Wurzelhaaren im Boden befestigt. Das Hypokotyl ist ihr gefolgt. Die Kotyledonen sind als fest umeinander gerollte Körper noch in der Samenschale enthalten, um alle darin übriggebliebenen Nährstoffe aufzunehmen. Unterhalb der Keimblätter zeigt das Hypokotyl eine scharfe Krümmung.

Die Verschiedenheiten im Verhalten der epigäisch keimenden Samen beziehen sich teils auf mehr oder minder starke Entwickelung der Hauptwurzel. So zeigt Fig. 11 die Keimung von Drosera capensis (23), die keine Hauptwurzel besitzt und das Wurzelende, das sich mit vielen Wurzelhaaren im Boden befestigt, abgerundet enden lässt. Weitere Differenzen weist die Entwickelung des Hypokotyls auf. In der Fig. 12 ist die Keimung des javanischen Epiphyten Myrmecodia echinata dargestellt, deren Hypokotyl zu einer starken Knolle anschwillt, so dass die kleinen, zur Befestigung dienenden



Fig. 11.
Keimung von Drosera capensis.
Vergr. 10/1. Gezeichnet von *K. Wangerin*.

Würzelchen völlig dahinter zurücktreten. Wurzelhaare werden hier kaum entwickelt. Die Pflanze ist bekannt durch ihre inneren Gallerien, die zur Durchlüftung der fleischigen Knollen dienen. Den ersten Anfang dieser Hohlräume erkennt man in der Fig. 12f links. Dass derartige Schlupfwinkel in den Tropen stets von Ameisen bewohnt werden, hat den Pflanzen den Ruf eingetragen, bestimmte Beziehungen symbiotischer Art zu den Ameisen zu besitzen, was von *Treub* (24) als nicht den Tatsachen entsprechend nachgewiesen worden ist.

Ausserdem ist bei einigen Pflanzen eine besonders starke Befestigung mit langen Wurzelhaaren am Substrat zu beobachten, die am Ende des Hypokotyls herausbrechen, während die Hauptwurzel erst sehr viel später in Erscheinung tritt.

Das ist sehr gut z. B. in Fig. 13 bei Bertolonia aenea zu beobachten, wo am verbreiterten, abgestumpften Hypokotylende rings Haare hervorsprossen, die zu erheblicher Länge auswachsen und den Keimling befestigen, während die Hauptwurzel erst weit später zur Entwickelung gelangt, wenn die Haare inzwischen vergangen sind.

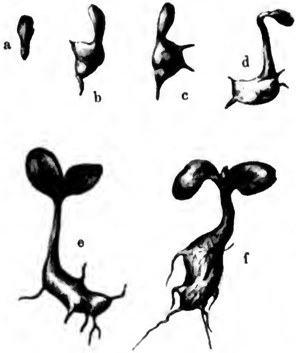


Fig. 12.
Keimung von Myrmecodia echinata.
Vergr. 2/1. Gezeichnet von *K. Wangerin*.

Hand in Hand damit gehen kleine Unterschiede in der Art der Kotyledonenbefreiung aus der umhüllenden Samenschale, die sich aus dem Vergleiche der Figuren 10—13 ergeben werden. Die allgemeine Vorbedingung hierfür ist, dass der Samen fest am oder im Erdboden befestigt war, in den jetzt die Keimwurzel eindringt. Da kommt der Endeffekt der Kotyledonbefreiung entweder durch Strekkung des Hypokotyls, oder der Keimblattstiele oder durch Ausbildung eigenartiger Stemmorgane (Cucurbita) an der dem Samen zugekehrten Seite des Hypokotyls zustande, oder endlich die Kotyledonen haften so fest am Endosperm, dass dieses in toto aus den Samen herausgezogen wird. Allen Fällen gemeinsam ist, dass bei Be-

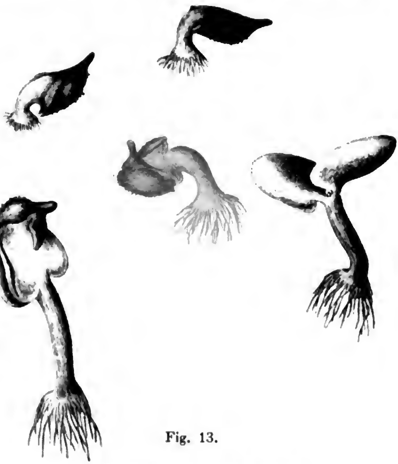


Fig. 13.

Keimung von Bertolonia aenea.
Vergr. 7,5/1. Gezeichnet von *K. Wangerin*.

festigung an beiden Enden in der Zeit vor Erreichung der Kotyledonbefreiung sich im Hypokotyl eine scharfe Krümmung finden muss, die den Scheitel des wachsenden Keimlings einnimmt, und u. a. auch bei Durchbrechung der aufgelagerten Erdschicht vorangehen muss. Es scheint, dass die innerhalb der stärksten Krümmung liegenden Zellen resp. Zellkomplexe einen höheren Turgor besitzen als die übrigen Zellen des Hypokotyls, der sie für die mecha-

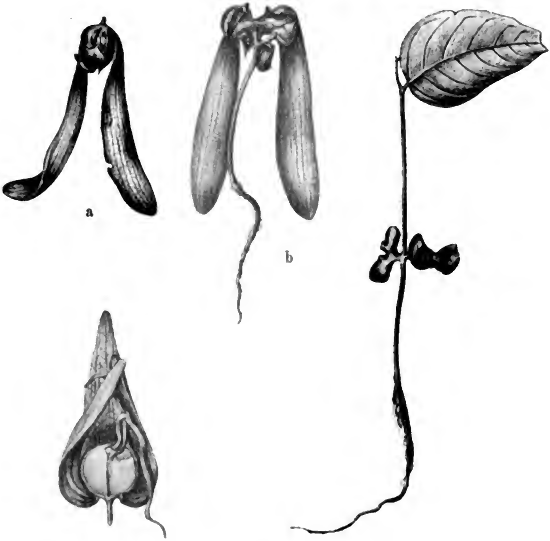


Fig. 14.
Übergänge von epigäischer Keimung bei Doona odorata (a, b, c) zu hypogäischer bei Vatica bancana (d) (Dipterocarpaceen).
Vergr. ca. 1/1. Gezeichnet von *K. Wangerin.*

nische Leistung besonders befähigen müsste, doch konnte ich völlige Entscheidung darüber nicht herbeiführen, da die individuellen Schwankungen sehr erheblich sind und auch der Turgor aller Hypokotylzellen sehr ansehnliche Werte erreicht. Physiologisch hängt diese Krümmung jedenfalls auch von Lichte ab, denn sie erhält sich bei etiolierten Keimlingen verschiedenster Art ausserordentlich lange, während belichtete Kontrollexemplare die befreiten Kotyledonen alsbald gegen das Licht ausbreiten. Öcologisch ist diese Abhängigkeit vom Lichte wichtig, da darin die Gewähr liegt, dass die noch von Bodenschichten bedeckten Keimlinge bis nach Erreichung der Oberfläche in dieser für den Schutz der Kotyledonen und der Plumula günstigen Stellung verharren, und den Boden leichter

zu durchbrechen imstande sind, als wie es mit ausgebreiteten Keimblättchen der Fall sein könnte.

Die hypogäische Keimung ist viel weniger häufig. Der Samen der Nymphaeaceen, Quercus, Juglans, zahlreicher Papilionaceen, Hippocastanaceen etc., von den Gymnospermen die Cycadaceen und Ginkgo, durchweg grosse, sehr nährstoffreiche Samen keimen unterirdisch. Die Keimblätter bleiben von der Samenschale mehr oder minder umhüllt in der Erde stecken und zwischen den sich oft stark verlängernden Keimblattstielen hindurch streckt sich die Plumula gerade empor. Sind die Kotyledonen so oberflächlich im Boden befestigt, dass das Licht sie erreichen kann, so können sie noch ergrünen, wie diejenigen von Phaseolus multiflorus, Pisum sativum und bisweilen sogar auch diejenigen von Vicia Faba.

Trotz der anscheinend prinzipiellen Verschiedenheit der epi- und hypogäischen Keimungsweise handelt es sich nur um öcologische Anpassungsmerkmale und innerhalb ein und derselben Familie findet bald der eine, bald der andere Modus statt. So sind z. B. Pisum und Vicia Faba „Hypogäer", Phaseolus multiflorus ebenfalls, aber Phaseolus vulgaris, Lupinus etc. sind „Epigäer". Ebenso stellt die nebenstehende Figur 14 die epigäischen, freilich mit dicken fleischigen, nur schwach ergrünenden Kotyledonen versehenen Keimlinge von Doona odorata neben der hypogäisch keimenden, nahe verwandten Vatica bancana dar, die beide der Familie der Dipterocarpaceen angehören. Ähnliche Übergänge werden vielfach zu finden sein.

Neben diesen beiden häufigsten Formen dikotyler Keimung finden sich zahlreiche abweichende. Blattlose Stammsucculenten, wie Mamillaria entbehren vielfach bereits deutlicher Kotyledonen, resp. reduzieren ihre Grösse erheblich (Stapelia), viele Parasiten entwickeln ihren Vegetationskörper bei der Keimung nur zu fadenförmigen Strängen, welche sich den unter- oder oberirdischen Organen ihrer Wirtspflanze äusserlich anschmiegen und mit Haustorien in sie eindringen. Bei den in ihren Keimungsbedingungen oben skizzierten Loranthaceen entwickelt sich vorerst das Hypokotyl, das sich negativ heliotropisch der Oberfläche des Wirtsbaumes zukrümmt, während die Wurzel erst nach stattgefundener Berührung hervortritt. Die morphologisch auffälligen Keimungen dikotyler Samen mit nur einem Keimblatt, in denen das andere mehr oder minder in der Entwickelung zurückgeblieben oder ganz reduziert ist, bieten kein spezielleres öcologisches Interesse. Dagegen ist das Verhalten von Trapa natans eigenartig. Das Hypokotyl, dem am Ende die verkümmerte Wurzelanlage aufsitzt, wächst direkt aufwärts, der eine Kotyledon bleibt als nährstoffreicher Reservestoffspeicher in der Samenschale stecken, der andere sitzt am Hypokotyl unmittelbar über dem Hauptspross, der sein Wachstum alsbald aufnimmt, während aus dem sich später horizontal stellenden Hypokotyl zahlreiche Wurzeln hervorgehen.

Die auffälligste Keimungsweise von allen Dikotylen besitzen endlich wohl die eigentümlichen viviparen Gewächse (25), der Mangrovepflanzen tropischer Meeresküsten, welche ihre Samen bereits am Mutterindividuum auskeimen lassen. Es sind das die Angehörigen der Rhizophoraceengattungen Rhizophora, Kandelia, Bruguiera, Ceriops, alle in mehreren Arten, ferner die Myrsinee Aegiceras majus, und die Verbenacee Avicennia in mehreren nahe verwandten Formen, welche alle darin übereinstimmen, dass ihre Embryonen aus der

Micropyle der Samenanlage herauswachsen — also keimen — während sie noch an der Mutterpflanze sitzen. Es geht das in



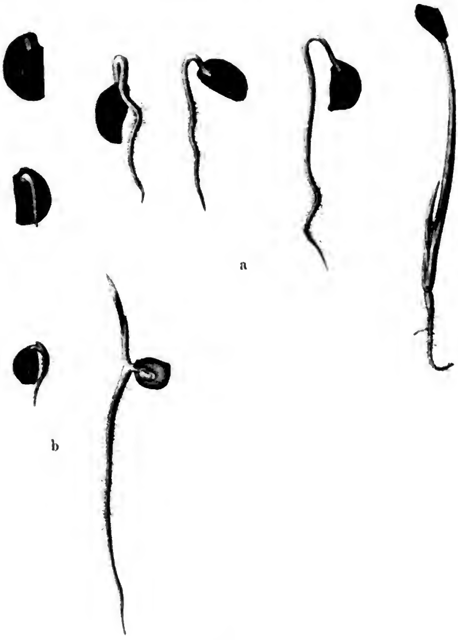
Fig. 15.

1. Ceriops Roxburghiana, Zweig mit Früchten und Keimlingen. 2. Ceriops Candolleana, ausgewachsener Keimling. 3. Längsschnitt durch die Frucht und den Kotyledonarkörper von Ceriops Candolleana.

1. u. 2. nach *G. Karsten*, Mangrovevegetation im Malayischen Archipel.

3. gez. von *K. Wangerin*.

allen Fällen vor sich durch eine übermässige Verlängerung des hypokotylen Gliedes, die Kotyledonen sind bei Avicennia und Aegiceras wohlentwickelt und können nach Befreiung der Keimlinge aus der Fruchtschale mehr oder minder der Assimilation dienen, Aegiceras befestigt sich schnell durch Wachstum seiner



a

b

Fig. 16.

a Keimung von Agave (spec. Zaeuapam.); b Keimung von Iris Güldenstedtii. Samen halbiert, um das Saugorgan des Kotyledons zu zeigen.

Gezeichnet von *K. Wangerin.*

Hauptwurzeln. Bei Avicennia ist diese sehr reduziert; eigenartige am verdickten Ende hakenförmig umgebogene und scharf zugespitzte Wurzelhaare, die am Hypokotyl entwickelt werden, flottieren um den im Wasser schwimmenden Keimling und sorgen, bei Ebbezeit trocken liegend, für baldiges Festwerden der jungen Pflanzen.

Am weitesten vorgeschritten sind aber die Rhizophoraceen, deren Habitus die Fig. 15 von Ceriops Roxburghiana wiedergeben mag. Die Kotyledonen, meist

in Zweizahl angelegt (Bruguiera besitzt 4 freibleibende), verwachsen bei Rhizophora und Ceriops zu einem grossen Kotyledonarkörper (Fig. 15, 3), der von seiner Oberfläche Zellreihen in das Gewebe der Mutterpflanze entsendet, wie parasitische Pflanzen Haustorien zur Nahrungsaufnahme in die Wirtspflanze eindringen lassen. Das Hypokotyl durchbricht hier bei seiner alsbald erfolgenden Streckung nicht nur die Integumente der Samenanlage sondern auch die ganze Fruchtwandung und es erreicht bei Rhizophora mucronata 1 m Länge, bei Ceriops Candolleana sah ich Exemplare bis 40 cm lang, und bei Bruguiera gymnorrhiza bleiben sie selten unter 20 cm. Die Hauptwurzel ist bei Ceriops und Rhizophora stets reduziert, es brechen bisweilen schon am noch hängenden Keimlinge die ersten warzenförmigen Anlagen der Nebenwurzeln hervor. Die letzte Streckung der Hypokotyle am Baum erfolgt dann durch Hervorwachsen des Kotyledonarkörpers aus der Frucht; er umgibt als glatte Scheide die Plumula des Keimlings und es hängt nun vom Wind oder sonstigen Ereignissen ab, wann die fertig ausgewachsene Keimpflanze herabfällt, um sich mit dem zugeschärften Ende in den Schlamm des Bodens einzubohren und ohne Ruhepause zu einer neuen Pflanze heranzuwachsen.

Die Keimung monocotyler Samen (Fig. 16) gewinnt einen wesentlich abweichenden Charakter gegenüber den bisher betrachteten Fällen durch die mannigfachen Aufgaben, die dem Kotyledon zufallen, während das Hypokotyl meist nur schwach entwickelt ist. Das Kotyledonarblatt umschliesst mit seinem unteren Scheidenteil die Embryoknospe selbst vollständig. Nachdem die Hauptwurzel aus dem Samen zuerst hervorgetreten ist, fällt die hauptsächliche Streckung dem Kotyledon zu, welcher die in verschiedenem Grade entwickelte Hauptwurzel in die Erde hineintreibt, den Spross gleichzeitig mit sich führend. Während also der Scheidenteil des Kotyledons für Schutz und Befestigung der Keimpflanze sorgt, ist die im Samen verbliebene Spitze als mehr oder minder umgeformtes Saugorgan tätig, alle im Endosperm angehäuften Nährstoffe zu lösen und dem Keimling zuzuführen.

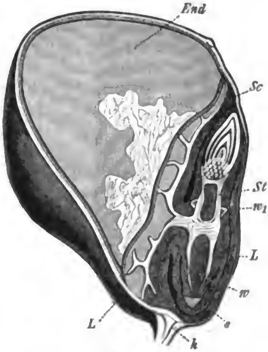


Fig. 17.

Zea Mays. Samenlängsschnit nach *J. Sachs* End Endosperm; Sc Scutellum; St Stamm; w_1 Adventivwurzeln; w Hauptwurzel; s Wurzelscheide; L Vorderlappen des Scutellums, der sich bei der Keimung zur Coleoptile strecken wird; h Hilum.

Von diesem in Fig. 16b wiedergegebenen Typus unterscheiden sich die meisten übrigen Monocotylen nur graduell dadurch, dass der Kotyledon, welcher den Samen vielfach aus der Erde herauszieht in der zwischen Scheide und Saugorgan eingeschobenen Partie mehr oder minder stark gestreckt wird, oder durch völlige Reduktion der Hauptwurzel. In diesem Falle muss das Hypokotyl am Ende keulig anschwellend durch Wurzelhaarproduktion für die erste Befestigung der Keimpflanze sorgen, wie bei Alisma, Juncus, Butomus, Typha etc., während der lange fadenförmige Kotyledon nach Aufnahme der gespeicherten

Nährstoffe des Endosperms sich noch als Laubblatt entfaltet. Erheblichere Unterschiede zeigen aber die Gräser und die Cyperaceen. Bei den Gräsern ist als besonderes, wohl meist dem Kotyledon zugerechnetes Organ das Scutellum zur Aufsaugung des Endosperms vorhanden — ein dem Endosperm flach anliegendes Schildchen (Sc. Fig. 17). — Es verbleibt dauernd im Samen, während nach Durchbrechung der Wurzelscheide (s) zunächst die Wurzel — alsbald auch die am Embryo bereits angelegten Adventivwurzeln — und gleich darnach der von der Coleoptile oder Kotyledonarscheide umhüllte Spross hervortritt. Das Wachstum der dicht unterhalb der Spitze einen nur kleinen Schlitz führenden Coleoptile ist stark durch Beleuchtung beeinflusst. Es dient mit seiner scharfen und harten, auch wohl durch hohe Turgescenz (26) der Spitzenzellen besonders ausgesteiften Spitze als Schutzorgan des Sprosses beim Durchbrechen der überliegenden Bodenschichten und dementsprechend lässt sich durch Etiolement eine abnorme Verlängerung dieses Organs erzielen (27). So konnte bei etiolierten Keimlingen der bereits zur Messung der Wasseraufnahme verwendeten kleinkörnigen Maissorte, deren Keimblattscheide in normal am Licht gezogenen Exemplaren 2—5 cm lang wurde (Winterbeleuchtung!), einmal 13 cm Länge beobachtet werden, während ein anderes Mal bei 16 cm Länge die Spitze des ersten Laubblattes noch von der Coleoptile umschlossen war.

Wieder anders verhalten sich die Cyperaceen, bei denen der Kotyledon mit seiner Spitze zuerst die Samenschale verlässt; er umschliesst mit seiner Scheide das erste angelegte Blatt, verlängert sich alsdann stark und zieht auch die Hauptwurzelanlage mit aus dem Samen heraus, deren Funktion durch eine im Kreise hervorbrechende Anzahl besonders starker und langer Wurzelhaare vorerst ersetzt wird.

Von den Samen der Gymnospermen sind diejenigen der Cycadeen und Ginkgo bereits als hypogäisch keimend erwähnt worden. Die Coniferen gehören dagegen bis auf einzelne Araucarien durchweg zu den epigäisch keimenden Pflanzen, wechseln jedoch in der Zahl ihrer Kotyledonen zwischen 2 (Thuja) und vielen quirlständigen (bei Pinus). Eine eigenartige Abweichung findet sich bei der letzten Gymnospermenfamilie, den Gnetaceen. Bei der Keimung des Samen von Welwitschia, wie von Gnetum ist ein eigenartiger Mittelweg zwischen Dikotylen und Monokotylen eingeschlagen. Die Kotyledonen ziehen sich unter starker Krümmung des Hypokotyls aus dem Samen heraus, die Hauptwurzel dringt in den Boden, aber zur Aufnahme der ganzen Reservestoffe, die in dem mächtigen Endospermkörper aufgespeichert sind, wird ein eigenes Organ gebildet, das vom Hypokotyl aus in das Endosperm hineinragt und unter ständiger Weitervergrösserung an Umfang und Länge schliesslich alle Reservestoffe in Lösung bringt und dem Keimlinge zuführt. Fig. 18 stellt die verschiedenen Keimungsstadien von Gnetum neglectum dar.

Alle bisher betrachteten Keimungserscheinungen zeigten Übereinstimmung darin, dass in dem Samen selbst nach erfolgter „Nachreife" die Entwickelungsmöglichkeit gegeben ist. Nur die parasitischen Orobanchen bedürfen zur Keimung der Nähe einer Wirtspflanze, deren Wurzel sie alsdann befallen. In ebensolchem Grade fast sind die Samen von Orchideen auf die Mithilfe anderer Organismen angewiesen. Es ist seit lange bekannt, dass die Orchideenwurzeln und -Knollen mit Pilzhyphen durchwachsen sind, die einige Zellen ganz ausfüllen, die anderer-

seits die Wurzeln auch dicht überziehen und von ihnen aus das Substrat weithin durchwachsen. Die Orchideen sind also „Mycorrhizen" führende Pflanzen.

Die Bedeutung der Mycorrhizenbildung ist von *Stahl* (28) allgemein dahin gedeutet und mit ziemlicher Sicherheit erwiesen worden, dass der Pilz den be-

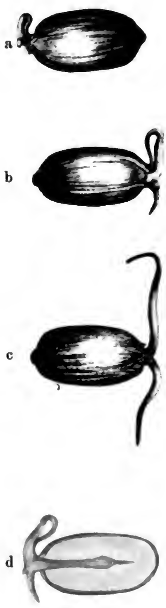


Fig. 18.

Keimung von Gnetum neglectum a—c; d Längsschnitt durch einen keimenden Samen um das Saugorgan im Endosperm zu zeigen.

Gez. von *K. Wangerin.*



Fig. 19.

Längsschnitt durch den frisch infizierten Keimling von Laelio-Cattleya. Die Infektion hat durch die toten Suspensorzellen stattgefunden. Die Einlasszellen und ihre Kerne sind entfärbt.

Nach *Burgeff.*

treffenden Pflanzen den Erwerb der notwendigen Nährsalze erleichtert resp. ermöglicht, so dass die Mycorrhizenpflanzen nur durch die Pilzsymbiose imstande sind, die Konkurrenz anderer, mit besserer Wasserversorgung ausgerüsteter Gewächse zu bestehen. *Burgeff* (29) zeigte nun auf Grund dieser *Stahl*'schen Angaben, dass die endospermarmen Samen der Orchideen bereits zur Keimung

solcher Beihilfe bedürfen. Es gelang ihm, die meisten Orchideensamen mit Hilfe ihrer specifischen, in Reinkultur gezogenen, aus alten Pflanzen isolierten Wurzelpilze zur Keimung zu bringen, während sie sonst nicht dazu veranlasst werden konnten. Fig. 19 zeigt das Eindringen des Mycorrhizenpilzes in die Suspensor- und weiteren Zellen des Samens von Laelio-Cattleya.

Die Keimpflanzen unserer terrestrischen Ophrydeen, Neottien, Spirantheen und Cypripedien, wie diejenigen der dauernd saprophytischen Coralliorrhiza und Epipogon hat man zuerst aus den Arbeiten von *Irmisch* (30) kennen gelernt. Sie bestehen in allen Fällen aus einer kleinen rübenförmigen Knolle, der Embryoachse, welche am oberen Ende eine Blattanlage trägt und ihrer unterirdischen Lebensweise entsprechend rings mit Wurzelhaaren bedeckt ist. Bei dem völligen Mangel hinreichender Reservestoffe sind also diese Keimpflänzchen vollkommen von der Ernährung seitens ihrer „Mycorrhizen" abhängig; sie können nur mit ihrer Hilfe ihr Leben fristen und sich langsam weiterentwickeln. So führen uns diese äusserst endosperm*armen* Orchideensamen über zur Betrachtung der Keimung der nährstoff*losen* einzelligen Sporen von Gefässkryptogamen und niederen Pflanzen, die kurz erwähnt sein mögen.

Wie bei den Orchideen, sind auch die Keimlinge der Ophioglossaceen und Lycopodien, d. h. also ihre Prothallien, von der Gegenwart der mit ihnen lebenden Mycorrhizen in ihrer Ernährung vollkommen abhängig. Freilich geht aus der neuesten interessanten Arbeit von *Bruchmann* (31) hervor, dass die ersten Keimungsstadien der 3—6 Jahre bis zum Aufbrechen ihrer Exine bedürfenden Sporen von Lycopodium annotinum, -clavatum und -Selago bis zur Erreichung eines fünfzelligen Zustandes ohne die Hilfe der Pilze erreicht werden. Damit ist jedoch die Entwickelungsmöglichkeit zu Ende; die fünfzelligen Keimlinge beharren sehr lange in diesem Zustande, gehen aber schliesslich zugrunde, wenn nicht inzwischen ein geeigneter endophytischer Pilz sich zu ihnen gesellt, der sie in kurzer Zeit zu weiterer Entwickelung anregt. Ebenso wird es bei Lycopodium inundatum (32) sein, deren Prothallien *de Bary* bis zu einem elfzelligen Zellkörper heranwachsen sah, worauf sie, wie man jetzt schliessen darf, mangels des Pilzes abstarben. In der Weiterentwickelung bleiben die Prothallien einiger Arten am Lichte und führen mehr oder minder reichen Chlorophyllgehalt, wie Lycopodium cernuum (33), inundatum, während diejenigen von Lycopodium Phlegmaria, Hippuris, clavatum (34) und annotinum völlig unterirdische Gebilde darstellen, die ganz auf die Mycorrhizenernährung angewiesen sind. Ebenso sind die Prothallien von Ophioglossum vulgatum und Botrychium Lunaria nach den Angaben von *Bruchmann* (35), und nach ihrer unterirdischen Lebensweise zu schliessen, völlig saprophytisch und nur mit Hilfe ihrer endotrophen Mycorrhizen existenzfähig. Andere Arten und Gattungen der Familie verhalten sich ebenso (vergl. *Lang* [36] und *Campbell* [37]).

Im übrigen sind aber die Farn-, Equisetaceen- und Moossporen auf die Keimung im Lichte angewiesen; inwieweit sie auch im Dunkeln zu keimen vermögen, ist zwar verschiedentlich untersucht, hat aber kein weiteres öcologisches Interesse. In den neuesten Arbeiten über diesen Gegenstand von *Treboux* (38) und *Laage* (39) findet sich die ältere Literatur erwähnt. Dagegen interessiert die von letzterem angegebene Wirkung chemischer Substanzen, besonders gewisser Eisensalze auf Beschleunigung der Keimung und des Wachstums, denn

ähnliche Abhängigkeit der Keimung von chemischen Einflüssen kehrt nach den Angaben von *W. Benecke* (40) wieder bei den Sporen von Schimmelpilzen und es konnte ja bereits vorher bei Besprechung der Lichtkeimung (S. 189) dieselbe Abhängigkeit der Samenkeimung von Licht resp. an seiner Stelle von chemischen Einflüssen festgestellt werden. *Benecke* beobachtete, dass Sporen von Aspergillus niger in ganz reinem Wasser auch nach 10 Wochen durchaus nicht keimten, und dass in kaliumfreier 4%-iger Rohrzuckerlösung nur eine, macroscopisch kaum sichtbare Keimung eingetreten war, die sich, microscopisch betrachtet, als anormal erwies, da an Stelle der Hyphen lediglich hefeartige Sprossung sich zeigte.

Der grosse Unterschied im Verhalten der letzterwähnten Keimungen von den Orchideen ab, gegenüber derjenigen anderer Pflanzen besteht darin, dass die Aufsaugung der gespeicherten, von der Mutterpflanze mitgegebenen Nährstoffe, die bei grossen und kleinen Samen eine überaus wichtige Rolle spielt, bei diesen fast nährstofflosen Samen resp. Sporen in Fortfall kommt. Die Keimlinge müssen sogleich selbständig, sei es auf Kosten der Mycorrhiza, des vorgegebenen organischen Substrates oder, bei Farn- und Moossporen, des sogleich gebildeten Chlorophylls leben, während jene längere Zeit sich auf Kosten ihrer Nährstoffe weiter ausbilden, entwickeln und festwurzeln können. Dazu ist die Auflösung der in fester Form gelagerten Reservestoffe des Nährgewebes nötig und ihre Aufnahme in den Embryokörper. Die Lösung der verschiedenartigen Reservestoffe geschieht durch die entsprechenden „Enzyme“, deren Ausscheidung doch wohl dem Embryokörper zufallen dürfte, wobei es dahingestellt sein mag, ob der ganze Keimling oder nur die Kotyledonen beteiligt sind (41). Die Aufnahme der gelösten Stoffe ist wohl stets Sache der Kotyledonen oder bestimmter Teile von ihnen. Mit dieser Funktion hängt es zusammen, dass die Kotyledonen auch dikotyler epigäischer Samen so lange in der Samenschale verweilen, ja bei den Nyctaginaceen das aus der Samenschale gezogene Endosperm noch mit über die Erde bringen. Es wird das um so leichter möglich sein bei Formen wie Pisonia longirostris und ähnlichen Arten, bei denen das Nährgewebe von dem grösseren der beiden Kotyledonen völlig umschlossen wird.

Bei den Monokotylen sind, wie bereits erwähnt werden musste, besondere Teile des Kotyledon mit der Auflösung und Aufnahme der Nährstoffe betraut; das Scutellum der Gräser z. B. Bei anderen Pflanzen werden die Saugorgane nach und nach vergrössert (Gnetaceen) im Gegensatze zu dem nicht nachwachsenden Scutellum. So wächst bei der Keimung der Dattel (42) der als Saugorgan ausgebildete Teil des Keimblattes von der convexen Seite aus tief in das sich nach und nach lösende Cellulose-Endosperm hinein, sich dabei allseitig ausdehnend. Die Cocosnuss (43) wird von dem am fertilen Keimloch befindlichen Embryo aus mit einem aus schwammigem Gewebe bestehenden Sauger, dem Kotyledon, mehr und mehr ausgefüllt, bis dieser nach Aufnahme der in der Höhlung vorhandenen Cocosmilch schliesslich rings an das fetthaltige Endosperm, die Copra, anschliesst und die hier gespeicherten Mengen von Fett dem Keimlinge zuführt. So sieht man alle Arten von Reservestoffen: Kohlehydrate (incl. der Cellulose), Eiweissstoffe und Fette aus dem Samen verschwinden. *Sachs* (44) hat in den verschiedenen Untersuchungen, die er der Keimung gewidmet hat,

den Gang dieser Umwandlungen und die Bahnen, in denen die Fortleitung geschieht, zu verfolgen gesucht. In kurzer Zusammenfassung ist dies etwa das wesentliche Resultat seiner Beobachtungen: Das Fett ölhaltiger Samen geht ganz oder zum Teil in Stärke über, diese, wie der etwaige Rest von Fett, verwandeln sich bei der Keimung in Zucker. Die Eiweisstoffe sind zu Beginn der Keimung in allen Zellen reichlich vorhanden, gegen das Ende des Vorganges sammeln sie sich mehr an den Vegetationspunkten und in den Cambien an. Kohlehydrate und Eiweissstoffe sind leicht beweglich, doch wandern erstere nur im Parenchym von Rinde und Mark, also in den Zellen des Dauergewebes, die durch luftführende Intercellularen ausgezeichnet sind, die Eiweisstoffe dagegen wandern in den dünnwandigen, lückenlos aneinanderschliessenden Zellen, die in der Nähe der Gefässbündel sich finden, oder im Cambium dikotyler Keimlinge. Diesen leicht beweglichen Stoffen stehen Gerbstoffe und Farbstoffe als schwer bewegliche Körper gegenüber, Nebenprodukte im Chemismus der Keimlinge, die dort liegen bleiben, wo sie entstehen.

Kohlehydrate werden in erheblichem Maasse festgelegt in Form von Celluloseauflagerungen in den Zellwänden des Leitungsgewebes und an sonstigen Orten, bei deren Bildung auch eine gewisse Summe von Eiweissubstanzen verbraucht werden muss, und nur an den Orten solcher Neubildungen treten Gerbstoffe und Farbstoffe auf.

Solange noch Reservestoffe im Endosperm resp. den Kotyledonen vorhanden sind, solange ist das Diffusionsgefälle von diesem Mittelpunkt aus nach allen Seiten hin gerichtet, überallhin wird Material zur Bildung neuer, an der jungen Keimpflanze angelegter Teile und zur Fertigstellung und Ausgestaltung der in Bildung begriffenen Organe abgegeben. Das ändert sich aber mit Beendigung der Keimungsperiode, d. h. sobald hier keine Reservestoffe mehr zur Verfügung stehen. War bisher die Stoffableitung aus dem Magazin gewissermassen centralisiert, ging von einem gemeinsamen Mittelpunkt aus, so wird in der folgenden Wachstumsperiode die Neuanlage von Organen auf die Vegetationspunkte oder sonst erhalten gebliebene Cambien beschränkt, das Leben auf Kosten von aufgespeicherten Vorräten hört auf und der weitere Ausbau muss von der Pflanze durch eigene Arbeit geleistet werden.

Werfen wir noch einen Blick auf die oben kurz gestreiften Organismen zurück, die keine Reservestoffe mit auf den Weg bekommen haben, so kann man sagen, dass bei diesen die eigene Arbeit sehr viel früher einsetzt, indem jede Spore unmittelbar nach der Keimung, sei es auf autotrophem oder heterotrophem Wege selber für ihr Auswachsen zu einer Pflanze sorgen muss, woran auch die Unterstützung durch symbiotisch mit den Keimlingen verbundene Organismen, wie Mycorrhizen, nichts Prinzipielles ändert, da bei den betreffenden Gewächsen ja auch die erwachsene Pflanze derselben Symbionten bedarf.

Literatur.

1. *G. Klebs,* Beitr. zur Morpholog. u. Biolog. der Keimung. Unters. Bot. Inst. Tübingen I. 536. 1884.
2. *F. Lüdtke,* Beiträge zur Kenntnis der Aleuronkörner. *Pringsh.* Jahrb. XXI. S. 104. 1890.
3. *G. Lindau,* Acanthaceae in *Engler-Prantl,* Pflanzenfamilien IV. 3b. 284. 1895.

4. *C. Correns*, Epidermis der Samen von Cuphea viscosissima. Ber. D. Bot. Ges. X. 143. 1892.
5. *A. Tschirch*, Physiolog. Studien über die Samen. Ann. de Buitenzorg. IX. 150. 1890.
6. *G. Haberlandt*, Schutzeinrichtungen der Keimpflanze, 9. Wien 1877.
7. *O. Beccari*, Malesia. 248. citiert nach *K. Goebel*'s Pflanzenbiolog. Schilderungen I. 232. 1889.
8. *G. Karsten*, Elateren von Polypodium imbricatum. Flora. 79. Erg.-Band. 1894. S. 91.
9. *Engler-Prantl*, Natürl. Pflanzenfamilien II. 2. 15.
10. *Engler-Prantl*, ibidem III. 3. 93 u. 294. 1891, dort findet siche weitere Literatur angegeben. — *G. Karsten*, Notizen über einige mexikanische Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges. XV. 13. 1897.
11. Für Trifolium subterraneum vergl. *Ch. Darwin*, Bewegungsvermögen der Pflanzen, übers. v. *Carus*. S. 439. Stuttgart 1881.
12. *W. Kinzel*, Lichtkeimung. Ber. D. Bot. Ges. XXVIa. S. 642. 1908.
13. *F. Ludwig*, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. 1895. S. 371.
14. *Kerner von Marilaun*, Pflanzenleben. 1891. II. 800.
15. *A. Fischer*, Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ber. D. Bot. Ges. XXV. 108. 1907.
16. *E. Heinricher*, Ein Fall beschleunigender Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung. Ber. D. Bot. Ges. XVII. 308. 1899. — *Derselbe*, Notwendigkeit des Lichtes und befördernde Wirkung desselben bei der Samenkeimung. Beitr. Bot. Centralbl. XIII. 164. 1902. — *Derselbe*, Beeinflussung der Samenkeimung durch das Licht. *Wiesner*-Festschrift 261. 1907. — *Derselbe*, Die Samenkeimung und das Licht. Ber. d. D. Bot. Ges. XXVI a. 298. 1908. — *W. Raciborski*, Keimung der Tabakssamen. Bull. de l'institut Botanique de Buitenzorg VI. 1900. — *W. Figdor*, Über den Einfluss des Lichtes auf die Keimung der Samen einiger Gesneriaceen. Ber. d. D. Bot. Ges. XXV. 582. 1907. — *W. Kinzel*, „Lichtharte" Samen. Ber. d. D. Bot. Ges. XXV. 269. 1907. — *Derselbe*, Wirkung des Lichtes auf die Keimung. Ber. D. Bot. Ges. XXVI a. 105. 1908. — *Derselbe*, Lichtkeimung. Ibidem 631 u. 654, mit ausführlichem Literaturverzeichnis. — *W. Remer*, Einfluss des Lichtes auf die Keimung von Phacelia tanacetifolia. Ber. d. D. Bot. Ges. XXII. 328. 1904. — *E. Heinricher*, Keimung von Phacelia tanacetifolia und das Licht. Bot. Ztg. 67. 1909. I. Abt. S. 45.
17. *E. Lehmann*, Zur Keimungsphysiologie und -biologie von Ranunculus sceleratus und einigen anderen Samen. Ber. D. Bot. Ges. XXVII. 476 1909.
18. *L. Koch*, Die Klee- und Flachsseide. Heidelberg 1880. 7 ff.
19. *R. Caspary*, Über Samen, Keimung, Species und Nährpflanzen der Orobanchen. Flora 1854. 577. — *H. Graf zu Solms-Laubach*, Bau und Entwickelung parasitischer Phanerogamen. *Pringsheim*'s Jahrb. VI. 509. 1868. — *L. Koch*, Entwickelungsgeschichte der Orobanchen. Heidelberg 1887.
20. *Weddell*, Mémoires sur le Cynomorium. Arch. du Mus. d'historie nat. X. 1858 bis 1861, citiert nach *Solms* l. c. und *Engler-Prantl*, Pflanzenfamilien III. 1. 244.
21. *E. Heinricher*, Die Keimung von Lathraea. Ber. D. Bot. Ges. XII. (117). 1894. — *Derselbe*, Notiz über die Keimung von Lathraea Squamaria, ibidem XVI. 1897. 2. — *Derselbe*, Die grünen Halbschmarotzer III. *Pringsheim*'s Jahrb. f. w. B. XXXVI. 690. 1901.
22. *J. Wiesner*, Ruheperiode und Keimungsbedingungen der Samen von Viscum album. Ber. d. D. Bot. Ges. XV. 503. 1897.
23. *L. Diels*, Droseraceen. Pflanzenreich v. *A. Engler*, IV. 112. Leipzig 1906. Dort nähere Literatur.
24. *M. Treub*, Sur le Myrmecodia echinata Gaud. Ann. de Buitenzorg. III. 129. 1883. — *Derselbe*, Nouv. recherches sur le Myrmecodia de Java, ibidem VII. 191. 1888.
25. *M. Treub*, Notes sur l'embryon, le sac embryonaire et l'ovule: Avicennia officinalis. Ann. de Buitenzorg III. 79. — *K. Goebel*, Pflanzenbiolog. Schilderungen

I. 113. 1889. — *A. F. W. Schimper*, Indomalaiische Strandflora. Bot. Mitteilungen aus den Tropen. Jena 1891. — *G. Karsten*, Mangrove Vegetation im Malaiischen Archipel. Biblioth. Botanica. Cassel 1891. — *G. Haberlandt*, Ernährung der Keimlinge und Bedeutung des Endosperms bei viviparen Mangrovepflanzen. Ann. de Buitenzorg XII. 91. 1893.

26. *G. Haberlandt*, Schutzeinrichtungen der Keimpflanze. l. c. 67. — *Th. v. Weinzierl*, Zur Mechanik der Embryoentfaltung bei den Gramineen. Wiener Festschrift 1908. 379.
27. *H. Schröder*, Über den Einfluss von Aussenfaktoren auf die Coleoptilenlänge etc. Ber. d. D. Bot. Ges. XXVIII. 38. 1910.
28. *E. Stahl*. Der Sinn der Mycorrhizenbildung. *Pringsheim*'s Jahrb. f. w. Bot. XXXIV. 539 ff. 1900. cf. 575 (hier weitere Literatur). — *W. Schatz*, Beitr. z. Biologie der Mycorrhizen. Diss. Jena. 1910.
29. *H. Burgeff*, Zur Biologie der Orchideenmycorrhiza. Diss. Jena 1909.
30. *Thilo Irmisch*, Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Lpzg. 1853.
31. *H. Bruchmann*, Die Keimung der Sporen und die Entwickelung der Prothallien von Lycopodium clavatum, annotinum und Selago. Flora N. F. I. 220. 1910.
32. *A. de Bary*, Keimung der Lycopodien. Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br. März 1858. — *K. Goebel*, Prothallien und Keimpflanzen von Lycopodium inundatum. Bot. Ztg. XLV. 161. 1887.
33. *M. Treub*, Études sur les Lycopodiacées. Ann. de Buitenzorg IV.—VIII. 1884 bis 1890.
34. *H. Bruchmann*, Prothallien und Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien. Gotha 1891.
35. *H. Bruchmann*, Über das Prothallium und die Keimpflanze von Ophioglossum vulgatum. Bot. Ztg. 1904. I. Abt 227. LXII. — *Derselbe*, Über das Prothallium und die Sporenpflanze von Botrychium Lunaria. Flora 96. 203. 1906.
36. *W. Lang*, Prothall. of Ophioglossum pendulum and Helminthostachys zeylanica. Ann. of Bot. XVI. 23. 1902.
37. *Douglas, H. Campbell*, Mosses and ferns. London 1895. 222.
38. *O. Treboux*, Keimung der Moossporen in ihrer Beziehung zum Licht. Ber. d. D. Bot. Ges. XXIII. 397. 1905.
39. *A. Laage*, Bedingungen der Keimung von Farn und Moossporen. Beitr. Bot. Centralbl. XXI. 76. 1907.
40. *W. Benecke*, Die zur Ernährung der Schimmelpilze notwendigen Metalle. *Pringsheim*'s Jahrb. f. w. Bot. XXVIII. 501. 1895.
41. *B. Hansteen*, Über die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. Flora 1894 Ergbd. 419.
42. *J. Sachs*, Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Bot. Ztg. XX. 1862. 241 (dort die ältere Literatur).
43. *Clos*, Germination du cocotier. Bull. de la soc. bot. de France. 1861. 294.
44. *Julius Sachs*, Über das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen. Bot. Ztg. XVII. 1859 177. — *Derselbe*, Über die Keimung der Schminkbohne. (Phaseolus multiflorus) 1859. (*Sachs'* Abh. über Pflanzenphysiologie I. 574.) — *Derselbe*, Zur Keimungsgesch. der Gräser. Bot. Ztg. XX. 1862. 145. — *Derselbe*, Zur Keimungsgesch. der Dattel. Bot. Ztg. XX. 1862. 241. — *Derselbe*, Über die Keimung des Samens von Allium Cepa. Bot. Ztg. XXI. 1863. 57.

4. Kapitel.

Öcologie der Ernährung.

A. Entwickelung der Keimpflanzen zu autotrophen Gewächsen.

Die Physiologie zeigt, dass die grünen Pflanzenteile, vor allem also die Blätter, der Ernährung der Pflanze dienen, indem sie in ihren grünen Chlorophyllkörpern die in die Blattzellen aufgenommene Kohlensäure der Luft unter Benutzung der Energie des Lichtes zerlegen, Sauerstoff abscheiden und den Kohlenstoff zum Aufbau ihres Körpers verwenden. Alle für die Bildung von Kohlehydraten Eiweissstoffen und für das Pflanzenleben überhaupt notwendigen weiteren Elemente Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Kalium, Magnesium, Calcium und Eisen entnehmen die Pflanzen dagegen in Form ganz verdünnter Salzlösungen dem Boden mit Hilfe ihrer Wurzeln, die ihnen zugleich die notwendige Befestigung gewähren. Solche Pflanzen heissen autotroph, sie sind es, die, wenn von den vorher behandelten autotrophen Bacterien abgesehen wird, allein organische Masse schaffen können, deren alle anderen Organismen zu ihrer Ernährung bedürfen; von der Existenz der Autotrophen hängen also auch die parasitischen und saprophytischen Pflanzen ab, die im Gegensatze zu jenen als heterotrophe Gewächse bezeichnet werden.

Die im vorhergehenden Abschnitte betrachteten Keimlinge kann man demnach nicht eigentlich autotroph nennen, sie leben heterotroph auf Kosten der ihnen von der Mutterpflanze mitgegebenen Reservestoffe, mit deren Aufzehrung alsdann ihr autotrophes Leben beginnen muss. Welche Veränderungen werden durch diesen Wechsel im Lebenshaushalt bedingt, vielleicht richtiger, wie wird ein solcher Wechsel vorbereitet und ermöglicht? Das sind die zunächst zu beantwortenden Fragen.

Bei der Mehrzahl der im vorhergehenden Abschnitt geschilderten Keimungsarten war hervorzuheben, dass eine baldige Befestigung der Keimpflanze, sei es durch die Hauptwurzel, Adventivwurzeln oder nur Wurzelhaare erfolgt. Diesen Organen fällt aber daneben natürlich auch die Aufgabe weiterer Wasseraufnahme zu, die schon zum Wachstum des Keimlings notwendig erfolgen muss. So beginnt die Wurzel alsbald, und lange vor den Blättern, den ihr auch in der erwachsenen Pflanze zufallenden Dienst der Wasserzufuhr, d. h. natürlich soviel wie „Zufuhr einer sehr verdünnten Lösung der im Boden vorhandenen löslichen Stoffe.“ Bei weiterer Erstarkung der Pflanze wird die Wurzel immer tiefer in den Boden vorgetrieben. Die Zellvermehrung findet am Scheitel jeder Wurzel, dem sog. Vegetationspunkte, statt, der durch eine „Wurzelhaube“ gegen grobe äussere Verletzungen geschützt wird. Der stärkste Zuwachs durch die definitive Streckung der neuangelegten Zellen findet sich meist 1—2 cm hinter dem Vegetationspunkt, so dass die lebendige, den Scheitel vortreibende Kraft in geringer Entfernung hinter der Spitze liegt.

Aus den mit nicht cuticularisierten, also für Wasser durchlässigen Aussenwandungen versehenen Epidermiszellen werden Wurzelhaare allseitig ausgestreckt, die die aufnehmende Wurzeloberfläche ausserordentlich vergrössern und sich den

Erdpartikelchen auf das engste anschmiegend, durch Ausscheidung schwachsaurer Stoffe die Löslichkeit der Bodenteile erhöhen, also zur Herstellung der aufzunehmenden verdünnten Lösungen in den vom Boden festgehaltenen Wassermengen mitwirken. Solche Wurzelhaare entstehen stets in einiger Entfernung von dem weiter eindringenden Wurzelvegetationspunkt, um nach Erledigung ihrer verschiedenen Aufgaben abzusterben und durch neue, der Spitze näher liegende ersetzt zu werden, welche die noch nicht ausgenutzten Bodenteile in derselben Weise durchwachsen Zu dieser oder beim Vorhandensein von Adventivwurzeln diesen Hauptwurzeln, die etwa senkrecht abwärts vordringen, treten alsbald die in ihnen endogen angelegten und die Rinde durchbrechenden Seitenwurzeln, welche mehr oder minder horizontal verlaufen. Mit Wurzelhaaren und später mit Nebenwurzeln zweiten Grades usw. versehen, durchziehen sie den ganzen erreichbaren Erdboden auf das dichteste mit einem Netzwerk von Wurzeln, welche alle demselben Zwecke der Wasseraufnahme und Zufuhr anorganischer Nährstoffe dienen.

Diese Aufnahme von Wasser und gelösten Nährstoffen geschieht mittels der Osmose. Das setzt voraus, dass die osmotischen Kräfte der Wurzelhaare den im Erdboden wirkenden Adsorptions- und osmotischen Kräften überlegen sind, da andernfalls der Wurzel Wasser entzogen werden müsste.

Ist inzwischen nun das Hypokotyl mit seinen beiden Kotyledonen oder aber die Plumula selbst zwischen den im Erdboden verbleibenden Keimblättern aus dem Samen hervorgetreten, oder hat sich das erste Blatt aus der Kotyledonarscheide befreit, so haben alle diese Teile in der Regel noch ein bleiches, gelbliches Aussehen. Die Einwirkung des Lichtes bringt erst das volle Ergrünen der jungen Blätter oder Keimblätter zustande. In den gelblichen Farbstoffkörpern entsteht der Chlorophyllfarbstoff; nur bei den Coniferen, z. B. den zahlreichen Kotyledonen der Pinusarten, beim Ahorn und in vereinzelten anderen Fällen ist das Chlorophyll bereits gebildet, solange die Kotyledonen noch im Samen eingeschlossen waren. Mit der Chlorophyllbildung ist dann der wesentliche Schritt getan, der die Blätter geschickt macht, die Kohlensäure der Atmosphäre im Lichte zu zerlegen und den so gewonnenen Kohlenstoff mit den von der Wurzel gelieferten wässerigen Salzlösungen zusammenzuarbeiten, womit die junge Pflanze von den ihr bisher zur Verfügung stehenden, jetzt aber aufgezehrten Reservestoffen unabhängig geworden ist.

B. Jugendformen.

Der Form nach gleicht nun zwar eine jugendliche gerade selbständig gewordene Pflanze vielfach einer erwachsenen derselben Art noch nicht. Die Keimblätter, die häufig eine Zeitlang erhalten bleiben und sich dann meist erheblich vergrössern, sind wohl kaum jemals den folgenden Blättern gleichgestaltet, aber auch die ersten normalen Laubblätter pflegen einfachere Formen zu besitzen als diejenigen der erwachsenen Pflanze (1). Z. B. sind die ersten Blätter von Ranunculaceen, Umbelliferen, Farnen etc. entweder völlig unzerteilt oder doch wenig teilig, während allen drei Familien ausserordentlich reich zerteilte Blätter eigentümlich sind. Einjährige Pflanzen, wie der Coriander, führen alle aufeinander folgenden Formen noch an demselben Individuum gut vor. Be-

kannt ist, dass derartige von den normalen Folgeblättern abweichende Jugendformen vielen Coniferen zukommen. So sind die zierlichen „Retinospora“formen (2) Jugendzustände von Thuja, Biota-, Chamaecyparisarten. In der Regel wird die Bildung von Jugendformen auf früher der betreffenden Pflanzen-Gattung oder ihren Vorfahren durchweg zukommende Blattformen hinweisen, und damit andeuten, dass die Pflanze in ihren jetzigen „normalen“ Folgeblättern den Einfluss klimatischer oder anderer auf sie seither einwirkender Faktoren erkennen lässt, dass also diese Blätter öcologisch den herrschenden äusseren Verhältnissen besser angepasst sein dürften, als die in der Jugendform hervortretenden, die man dann wohl Primärblätter nennt. In anderen Fällen aber sind solche „Jugendblätter“ zweifellos neue Erwerbungen, sie sind Blattformen, die nur der Öcologie der jungen Pflanzen entsprechen, dagegen den abweichenden Lebensbedingungen der erwachsenen nicht angemessen sein würden.

Für beiderlei Vorkommen seien einige Beispiele gleich hier angegeben. Jugendblätter, die einen primären Zustand andeuten, tragen die mit einfachen Nadeln rings besetzten Keimpflanzen der Pinusarten, welche ein bis mehrere Jahre diese einfache Nadelform beibehalten; alle später entstehenden Folgeblätter der Langtriebe sind schuppenförmig, chlorophyllfrei, sie tragen je einen 2—5nadeligen Kurztrieb als Achselspross und seine Nadeln stellen die einzigen grünen Blätter der erwachsenen Pflanzen dar. Jugendform im gleichen Sinne sind die doppeltgefiederten Blätter an den Keimlingen der australischen Akaziaarten, die nach dem dritten oder vierten Blatte nur noch verbreiterte und vertikal gestellte Blattstiele, die „Phyllodien“ hervorbringen. In beiden Fällen handelt es sich bei den Folgeblättern um Formen, die auf eine Verminderung der gesamten Blattoberfläche dieser Pflanzen hinwirken, es sind xerophile Anpassungen, welche die Transpiration herabsetzen, wie später zu erörtern sein wird.

Jugendblätter der zweiten Art, welche den normalen Blättern der Pflanze gegenüber eine Anpassung an die besonderen Lebensbedingungen jugendlicher Exemplare bilden, sind relativ seltener. Ein solcher Fall ist in unserem einheimischen, kleinblättrigen Efeu, Hedera Helix, gegeben; die grossblättrigen Gartenformen verhalten sich anders. Die jungen Keimlinge stehen zunächst orthotrop aufrecht, ihre ersten Blätter sind ziemlich einfach, ohne tiefere Einbuchtungen. Alsbald aber legt sich der Hauptspross nieder; er kriecht am Boden entlang und klettert an etwa gefundenen Stützen mit Hilfe von Haftwurzeln empor. Der orthotrope Wuchs ist einem plagiotropen gewichen. Die jetzt hervorgebrachten Blätter zeigen an Orten, wo kein allzu dichter Schatten oder grosse Feuchtigkeit das Bild trübt, eine ausgesprochene Herzform mit lang ausgezogenem Mittelzipfel. Der Blattstiel fehlt oder ist sehr kurz. Das Blatt legt sich über den kletternden jungen Spross und schafft ihm selbst, den Achselknospen wie den Haftwurzeln Schutz gegen Sonnenbrand und zu starke Verdunstung. Hat der Efeu endlich die Baumkrone, oder den First des Daches erreicht, oder ist er sonst genügend erstarkt und hinreichend belichtet, so geht sein plagiotroper Wuchs wieder in den orthotropen über. Die Pflanze, welche dann auch bald blühreif wird, bringt an ihren orthotropen Sprossen nur noch die bekannten, eiförmig zugespitzten Blätter, die sich von der „Efeuform“ erheblich unterscheiden, dagegen den ersten Blättchen der orthotropen



Fig. 20.

Marcgravia picta. Willd. Wurzelkletternder Hauptspross mit anliegenden, eiförmigen **Mantelblättern**, frei abstehende Seitensprosse mit zugespitzten, längeren, gestielten **Blättern.**
Photogr. von *G. Karsten.*

Keimpflanze ähneln. Die Pflanze hat also für die Zeit ihrer Jugend, wo sie an vertikalen Mauern oder dergleichen emporkriechen muss, eine neue, dieser Lage besser entsprechende Blattform erworben und erst am Ziel angelangt, tritt die normale Blattform wieder auf. Da der Efeu bei uns relativ seltener zum Blühen gelangt als in etwas milderem Klima, und die kriechende Form in Gärten für besondere gärtnerische Zwecke sich häufiger findet, so wird diese sekundär erworbene Blattform wohl als typisches „Efeublatt“ angesprochen.

Ebenso steht es mit zahlreichen kletternden Araceen der Tropen und mit der tropischen Lianengattung Marcgravia. Wie die Fig. 20 zeigt, besitzt die betreffende, in den feuchten Wäldern von Chiapas ziemlich verbreitete Art eine mit Haftwurzeln kletternde Hauptachse und zahlreiche schwanke abspreizende Seitenzweige, die in höherem Alter sich in das Geäst nebenstehender Bäume legen und erhebliche Länge erreichen können. Diese Seitenzweige sind mit länglichen, kurzgestielten und am Ende in eine längere Spitze auslaufenden Blättern zweizeilig besetzt. An dem wiedergegebenen Exemplar ist nun die Hauptachse abgeschlagen worden, und ein Ersatzspross getrieben, der ihr gleicht. Da sieht man, dass die wurzelkletternden Triebe ganz anders gestaltete Blätter besitzen. Sie sind kürzer, breiter, ihr Ende ist abgerundet; sie liegen mit ihrer Unterseite dem Stützbaume fest an, sind ungestielt und mit verbreiterter, den Spross und seine Haftwurzeln ein wenig überdeckender Basis zweizeilig inseriert. Leider habe ich keine Keimpflanzen gefunden, auch trotz vieler Bemühungen keinen Samen erhalten können, doch bin ich überzeugt, dass ebenso wie beim Efeu die Primärblätter der Keimpflanzen den gestielten und spitz endenden Blättern der Hängezweige gleichen werden, nicht den ans Klettern des Hauptsprosses angepassten gerundeten Mantelblättern. Man kann aber auch im Gewächshaus die beiden Blattformen nach einander am gleichen Zweige entstehen sehen, wenn man ihn zu der entsprechenden Lebensweise zwingt.

Beim Efeu wie bei der Marcgravia kommt es für die im tiefen Waldesschatten keimende Pflanze darauf an, das Licht zu erreichen, da nur bei hinreichender Beleuchtung üppige Entfaltung und Blütenbildung möglich ist. Die Klettersprosse sind ihnen das einzige Mittel emporzugelangen, und ihre den Stützen anliegenden Blätter sind einmal ein Schutz gegen allzugrosses Austrocknen der Achse wie des Substrates, sodann erhalten sie, an den Stämmen dicht belaubter Bäume emporkletternd, eher Seitenlicht oder Vorderlicht zugestrahlt als hinreichendes Oberlicht, können also unter den gegebenen Verhältnissen auch besser ihre Assimilationsarbeit verrichten.

Literatur.

1. *K. Goebel*, Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889. 1. — *Derselbe*, Vergleich. Entwickelungsgesch. der Pflanzenorgane. *Schenck*, Handbuch d. Bot. III. 1. 99. 1884. — *Derselbe*, Organographie. I. 121. Jena 1898. Vergl. bes. S. 136 ff. — *G. Bitter*, Vergl. morpholog. Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen. Diss. Kiel. 1897. Flora LXXXIII. 1897. — *Kaufholz*, Beitr. zur Morphologie der Keimpflanzen. Diss. Rostock 1888.

2. *L. Beissner*, Jugendformen von Coniferen. Ber. d. D. Bot. Ges. VI. 1888. S. LXXXIII.

C. Ausgestaltung und Leistungen des Wurzelsystemes.

So geht langsam die junge Pflanze in Form und Arbeitsleistung in den Zustand der normalen Pflanze ihrer Art über. Mit der Zunahme der Zahl ihrer Blätter werden die Anforderungen an die quantitativen Leistungen des Wurzelsystems entsprechend grösser, qualitativ bleiben sie unverändert. Die Wurzel hat also dauernd für die Wasseraufnahme und Beförderung in den Stamm zu sorgen.

Die Physiologie zeigt, dass die Wasserbeförderung an die Bahnen der Gefässe gebunden ist; das turgescente Wurzelparenchym, das von den aufnehmenden Wurzelhaarzellen in erster Linie versorgt wird, muss offenbar das Einpressen des Wassers in die Gefässe besorgen, denn man kann ja feststellen, dass es mit einiger Gewalt aus den Gefässen eines abgeschnittenen Stamm-Stumpfes hervortritt. Dieser Wurzeldruck wird später als ein bei der Wasserleitung mitwirkender Faktor zu erwähnen sein.

Neben der Aufgabe der Wasserversorgung hatte aber die Wurzel auch mechanische Aufgaben (1) der Befestigung zu erfüllen, die für junge schmächtige Pflanzen zwar keine besonderen Aufwendungen erfordern, aber bei erwachsenen Pflanzen, hohen Stauden oder gar Bäumen, doch eine Betrachtung verlangen.

Wurzeln werden im allgemeinen ja auf Zugkräfte in Anspruch genommen werden, wenn z. B. ein Baumstamm vom Winde geschüttelt wird, so übt er einen erheblichen Zug auf seine Wurzeln, bald auf dieser bald auf jener Seite aus, und dem muss der anatomische Bau entsprechen. So finden sich denn schon in den jungen Wurzeln die Gefässbündel und die mechanischen Zellen dem Centrum der Wurzel genähert. Nach Einsetzen des sekundären Dickenwachstumes wird die primäre Rinde überhaupt abgeworfen, und die sekundäre bleibt gegenüber dem mächtigen centralen Holzkörper auf einen geringen Durchmesser beschränkt. Die mechanisch wirksamen Teile sind also stets dem Centrum des Querschnittes genähert, wie die Inanspruchnahme es fordert.

Zu den mechanischen Anforderungen wird man auch am ersten die hohen Brettwurzeln in Beziehung bringen können, die als mächtige, mehrere Meter hohe Planken sehr festen Holzes den schlanken Bäumen tropischer Sterculiaceen, Moraceen, Meliaceen, Verbenaceen, Bombaceen etc. bei ihrer gewaltigen Höhe eine verbreiterte Basis schaffen. Und zweifellos dienen solchen mechanischen Leistungen die Stützwurzeln, die bei den Pandaneen ganz allgemein vorkommen und für die schwere Blattkrone mit ihrer häufigen Verzweigung und dem enormen Gewicht ihrer Fruchtkolben unentbehrlich sein dürften. Doch finden sie sich ebenso bei den Iriarteaarten, Palmen des brasilianischen Überschwemmungsgebietes, und von Dikotylen bei Myristicaceen, Cecropia und allgemein den Rhizophoraarten der tropischen Mangrovewälder, die ihre Hauptwurzeln, wie die Besprechung ihrer viviparen Keimlinge zeigte, schon an der Mutterpflanze verkümmern lassen. Mehr spezialisiert ist noch die Ausbildung von Stützwurzeln bei Ficusarten, die epiphytisch keimend zunächst ihre Wirtspflanze in einem dichten Geflecht verholzter Wurzelstränge erdrosseln und dann von ihren horizontal weit hinabreichenden Zweigen eine Menge von Stützwurzeln in die Erde senden, die in kurzer Zeit erstarken und Stämmen gleichen, so dass man

in dem von einem Individuum eingenommenen Raum, wie in einem Walde spazieren kann. Das bekannteste und auffälligste Beispiel dafür ist der „Banyan“, Ficus benjaminea.

Auf weitere nur bei Epiphyten sich findende Eigentümlichkeiten der Wurzeln sei ebenfalls kurz hingewiesen. Das später eingehender zu schildernde epiphytische Leben stellt gerade an die Wurzeln weitgehende Anforderungen. Neben den zum Festheften bestimmten, den Stamm rings umschlingenden Haftwurzeln kletternder Araceen finden sich die langen, zum Boden senkrecht herabhängenden Nährwurzeltaue der hoch oben in der Baumkrone sitzenden Araceen-Epiphyten, die eine direkte Verbindung zum Boden herstellen und bessere Ernährungsbedingungen schaffen (vergl. Fig. 44, S. 318). Die epiphytischen Orchideen und Araceen umgeben ihre Luftwurzeln vielfach mit einem als „Velamen“ bezeichneten Gewebe lufthaltiger Zellen, die wie ein Schwamm für momentane Aufsaugung und Ableitung auffallender Wassertropfen nach innen sorgen und eine erhebliche Menge von Wasser speichern können. Wie bei diesen Wurzeln nach Verdrängung der Luft aus den Velamenzellen der Chlorophyllgehalt ihres lebenden Gewebes durchschimmert und eine gewisse Assimilationsarbeit gestattet, so ist es in erhöhtem Maasse bei Taeniophyllum Zollingeri der Fall, einer kleinen in den asiatischen Tropen häufigen Orchidee, die nur schuppenförmige Blätter besitzt und ihren flach auf der Baumrinde kriechenden Wurzeln die Assimilation völlig anvertraut hat.

Noch weiter geht die Bedeutung der Wurzeln bei vielen zeitweise nur noch aus Wurzeln bestehenden Angehörigen der eigenartigen Podostemaceen (2), die in den reissendsten Strömungen tropischer Flüsse und Bäche vorkommen und ihren assimilierenden thallusähnlichen Körper grösstenteils aus rhizomähnlichen Wurzeln aufbauen, aus denen erst die vegetativen und, bei zeitweiser Trockenlegung, die blütentragenden, endogen entstehenden Sprosse hervorbrechen.

Diesen nur noch aus Wurzeln bestehenden Pflanzen stehen als völlig wurzellos gegenüber einige epiphytische Bromeliaceen wie Tillandsia usneoides, ferner Wasserpflanzen wie Utricularia und die übrigen Lentibulariaceen (bis auf Pinguicula), Ceratophyllum, Salvinia, Wolffia arhiza, Stratiotes und Elodea, von denen freilich die beiden letztgenannten zur Wurzelentwickelung noch befähigt sind. Anzuschliessen sind ausserdem die eigenartigen Psilotaceen, Psilotum und Tmesipteris, bei denen Rhizomsprosse Wurzelfunktion ausüben.

Hier und da bieten nun die Bodenverhältnisse für die Wurzeln einige, nur durch besondere Anpassung zu überwindende Schwierigkeiten dar, die nicht ganz übergangen werden können. Obwohl Wurzeln naturgemäss nur in weichen Boden leicht eindringen können, so finden sich doch auch Fälle nicht allzu selten, dass Samen in den Ritzen von Felssteinen zur Keimung gelangten und mit der Zeit durch die Vereinigung ihres Wachstums mit der Kraft des Wassers, der Hitze und des Frostes Felsblöcke auseinander zu sprengen vermögen; das wird natürlich nur von den verholzenden Wurzeln der Bäume vorausgesetzt werden dürfen.

Die mechanischen Schwierigkeiten sandigen Bodens werden auf den Dünen des See- resp. Meeresstrandes vielfach mehr durch den Spross und seine Befähigung zur Stolonenbildung überwunden, als durch die Wurzeln. In dem dürren

Fels-, Geröll- und Sandboden der Wüsten dagegen helfen sich die ausdauernden Gewächse auf andere Weise. Sehr xerophil gebaute Pflanzen, wie die Stammsucculenten: Cacteen, Euphorbiaceen und Asclepiadaceen, oder die im Wüstensande fast vergrabenen Exemplare von Welwitschia verringern die von ihren Wurzeln zu fordernden Leistungen durch äusserste Oberflächenreduktion und bilden dabei ein tiefgehendes Wurzelsystem aus. Nicht succulent gebauten Wüstenpflanzen eignet aber nach den Untersuchungen *Fitting's* (3) die Fähigkeit ganz gewaltige osmotische Kräfte zu entwickeln, die z. T. bis zu 100 Atmosphären und mehr betragen. Solche Gewächse, wie die strauchigen Rhus oxyacantha, Capparis spinosa, Haloxylon scoparium, Reaumuria vermiculata u. a. sind daher im Stande, mit den Wurzeln auch dem extrem trockenen Boden der Felswüste durch ihre enorm steigerungsfähigen Saugkräfte noch so grosse Mengen von Wasser zu entreissen, dass ihre z. T. durchaus nicht übermässig xerophytisch gebauten Vegetationsorgane ausreichend versorgt werden. Damit sind für die Öcologie der Wasseraufnahme ganz neue Gesichtspunkte eröffnet, die auch auf andere Fragen zweifelsohne zurückwirken müssen.

Ein Gebiet eigenartiger und ungewöhnlicher Schwierigkeiten für die Wurzel sind endlich sumpfige Böden besonders in solchen Fällen, wo darin zahlreiche Zersetzungsprozesse von Tier- und Pflanzenleichen stetig vor sich gehen. Der Boden ist alsdann so mit Kohlensäure und anderen Gasen, z. T. giftiger Art wie Schwefelwasserstoff, erfüllt, dass das Wurzelsystem den zum Lebensunterhalt notwendigen Sauerstoff für die Atmung der lebenden Zellen nicht finden kann (4). Solche Gebiete liegen einmal in den Mangrovesümpfen aller tropischen Meeres-Küsten und Flussmündungen vor und finden sich sonst noch vereinzelt, z. B. in dem grossen Sumpfwald-Gebiet der südlichen Vereinigten Staaten. Die hier beheimatete Sumpfcypresse, Taxodium distichum, wie die die Mangrove bewohnenden Bruguiera, Ceriops (cf. Fig. 15, S. 197), Avicennia, Sonneratiaarten, Xylocarpus obovata und andere kleinere Sträucher wie Lumnitzera und Scyphiphora senden sogenannte Pneumatophoren, Atemwurzeln, an die Oberfläche, oft von ansehnlicher 1 m übersteigender Höhe, die nur zur Zeit der Hochflut vom Wasser überdeckt werden. Diese Organe zeigen einen sehr lacunösen Bau ihrer dicken Rinde auch da, wo ein starker Holzkörper im Inneren entwickelt wird, wie bei Taxodium und Xylocarpus; die Rinde wird von riesigen Luftgängen durchzogen, die durch zahllose, die Oberfläche dicht bedeckende Lenticellen mit der Aussenatmosphäre kommunizieren und es hat sich durch Versuche ergeben, dass diese Organe allein die Sauerstoffzufuhr für die Atmungstätigkeit des ganzen, tief im Schlamme verborgenen, oder vom Meere hoch überdeckten Wurzelsystemes gewährleisten, dass die Pflanzen solcher Gebiete also nur mit ihrer Hilfe zu existieren vermögen. Die tropische Wasserpflanze Jussieua natans und andere Arten, einige sumpfige Niederungen bewohnende Palmen, Pandanusstämme u. a. zeigen ebenfalls derartige Atmungsorgane von freilich meist sehr viel geringeren Dimensionen, aber mit demselben lacunösen, als „Aërenchym" bezeichneten Gewebe ausgestattet.

Eine letzte kurz zu erwähnende Umbildung von Wurzeln ist diejenige in Schutzwaffen, die bei einigen Palmen anzutreffen ist. Am schönsten fand ich sie an einem als Oenocarpus utilis bezeichneten Stamme des Gartens in Buitenzorg, der sich bis über Mannshöhe mit starken und scharf stechenden,

abwärts gerichteten Wurzeln überdeckt zeigte, die z. T. bis 20 cm Länge erreichten, und ebenso entwickelte Nebenwurzeln nach allen Seiten hin besassen; gewiss eine gute Schutzwaffe gegen kletternde Vierfüssler. Von Dikotylen ist Umbildung von Wurzeln in Schutzdornen nur für Myrmecodia echinata bekannt geworden, deren Knollen damit besetzt sind.

Den ausgeprägten Wurzeln der höheren Pflanzen von den Pteridophyten ab, haben die Moose, Algen und Flechten nur sogenannte Rhizoiden an die Seite zu stellen, einfache meist unverzweigte lange Zellfäden, die in ihren verschiedenen Funktionen vollkommen die Rolle der Wurzeln vertreten. Da es sich durchweg um Pflänzchen geringer Grösse handelt, ist ihre Aufgabe auch nicht allzu schwer zu erfüllen. Laubmoose sind zudem für Austrocknen meist unempfindlich und leiten zum Teil, wie Sphagneen und Leucobryeen, mit Hilfe ihrer Sprosse und Blätter, „äussere Leitung“ (5), das Wasser ohne Rhizoidhilfe an die Orte des Verbrauches. So ist bei einem Teile der Laubmoose die Aufgabe der Befestigung wohl vielfach die überwiegende, während die grossen Polytricheen, Mnium, Funaria und andere Formen mit „innerer Leitung“ an das Wasserleitungvermögen der Rhizoiden höhereAnsprüche stellen.

Bei den höchst differenzierten Lebermoosen, den Marchantiaceen sind nun aber die beiden Funktionen verschieden ausgestatteten Rhizoiden zugeteilt; glattwandige Rhizoiden sorgen für die Befestigung, während mit nach innen ins Zellumen vorspringenden Zäpfchen (6) ausgerüstete Rhizoiden vorzugsweise der Wasserleitung dienen.

Bei den rings von Wasser umgebenen Algen ist die Rhizoidbildung lediglich ein Befestigungsmittel am steinigen oder sandigen Grunde wie bei den grossen Fucaceen (7), Charen usw. Dagegen werden Formen, die wie Botrydium aus dem feuchten Boden aufragen, ihre reich verzweigten Rhizoiden auch zur Nahrungsaufnahme verwenden müssen. Ein allgemeingültiges Schema ist hier unmöglich aufzustellen.

Wie verhält es sich nun mit den Flechten (8), jenen eigenartigen, aus Pilzen und Algen zusammengesetzten Organismen, die in „Symbiose“ miteinander leben?

Es wird hier im allgemeinen des Pilzes, als des eigentlich formbestimmenden, und die durch ihre Assimilation den Gesamtorganismus ernährenden Algen umschliessenden Bestandteiles (Symbionten) Aufgabe sein müssen, die Festheftung mit Rhizoiden und Beschaffung der notwendigen anorganischen Nährstoffe mit ihrer Hilfe zu besorgen. So sieht man bei den in der Erde festhaftenden Formen wie Cladonia, Cetraria, Cora ja auch sehr deutlich, dass mehr oder minder weit zu verfolgende Hyphen ins Substrat eindringen. Dass das nicht allgemein gültig zu sein braucht, zeigen schon Formen wie Coenogonium, wo die strahligen Chroolepusfäden so stark überwiegen, dass nur bei genauer Beobachtung die sie rings umklammernden Pilzhyphen erkannt werden, oder bei den blattbewohnenden Flechten der feuchten Tropen, wo der primär vorhandene Phycopeltis- oder Cephaleuros-Thallus (9) von einem Pilze überfallen wird, der sich zunächst aber völlig der Alge unterordnet.

An der weitaus grösseren Mehrzahl der Flechten ist es leicht zu beobachten, dass der Pilz mit seinen feinen, überall anklammernden und eingreifenden

Hyphen der für die Herbeischaffung anorganischer Nährsalzlösung allein verantwortliche Symbiont ist, welcher harten Felsen ebensogut wie der spärliche Nährstoffe bietenden Baumrinde hinreichend anorganisches Material abzugewinnen vermag, sobald sein gegen Austrocknung völlig resistenter Thallus wieder vom Regen benetzt ward. Diese Beobachtung lässt es auch verständlich erscheinen, dass die Wurzeln zahlreicher höherer Pflanzen, so die Mehrzahl unserer einheimischen Waldbäume, eine Symbiose mit Pilzen eingegangen sind. Die ganzen Wurzeln dieser Bäume, vor allem diejenigen der Querciforen und Coniferen sind von Jugend auf von Pilzhyphen umsponnen (Fig. 21) und bilden eine symbiotische Verbindung von Wurzel und Pilz, eine Mycorrhiza (10).

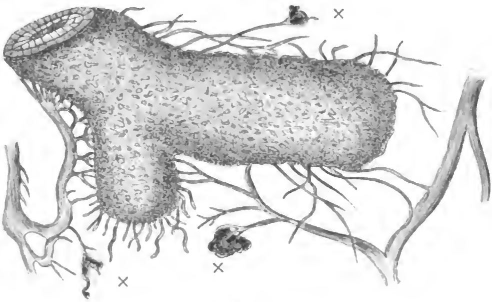


Fig. 21.

Wurzel von Fagus silvatica als Mycorrhiza mit zahlreichen in den Humus (×) eindringenden Pilzhyphensträngen nach *Frank*.

Schon bei der Keimung der Orchideensamen war auf die Notwendigkeit der Gegenwart eines Pilzes hingewiesen, der mit seinen Hyphen dem über nur wenig Nährmaterial verfügenden Embryo Nährstoffe herbeischafft, und ähnlich ist es auch bei den Baumwurzeln. Als normaler Zustand ward vorher das Aussprossen von Wurzelhaaren in gewissem Abstande vom Vegetationspunkt geschildert, denen die Aufnahme gelöster Nährstoffe zufällt. Genaue Untersuchungen haben nun ergeben, dass mycotrophe Pflanzen niemals Wurzelhaare bilden. Aus dieser Tatsache bereits ist mit hoher Wahrscheinlichkeit das von *Stahl* ausführlich begründete Resultat abzuleiten, dass die mycotrophen Pflanzen sich der Pilze zur Beschaffung ihrer notwendigen Nährsalze bedienen, dass die Stelle der Wurzelhaare also von den Pilzhyphen vertreten wird. Die Mycotrophen sind nach *Stahl's* folgerichtiger Auffassung Anfangsglieder von Entwickelungsreihen, die zu vollständigem Saprophytismus oder Parasitismus führen, wie ja schon bei der Samenkeimung der Orchideen eine solche Stufenleiter von den Orchisarten zu Neottia, Coralliorrhiza und Epipogon wahrzunehmen ist. Im einen Falle ist die Nährsalzbeschaffung Organismen zugewiesen, die eine energischere Wachstumstätigkeit entfalten können,

es ist nur ein Schritt weiter, dass auch organische Stoffe auf gleichem Wege beschafft werden, womit die Chlorophyllbildung unnötig gemacht wird. —

Noch einer anderen Symbiose muss hier gedacht werden: Es ist bei der kurzen Übersicht über die Einzeller auch der Salpeterbacterien Erwähnung getan, die Ammoniak zu Nitriten und diese zu Nitraten oxydieren und damit ihren Lebensunterhalt bestreiten. Von mindestens ebenso grosser Bedeutung für den Kreislauf des Stickstoffes sind diejenigen Organismen, die imstande sind den freien Stickstoff der Atmosphäre zu binden und in den Lebenslauf der Organismen einzubeziehen. Dazu sind alle Leguminosen befähigt, sobald sie in Verbindung mit Bacillus radicicola getreten sind, der in die Leguminosenkeimpflanzen durch die Wurzelhaare eindringt und in dem Rindengewebe grosse Anschwellungen, die „Wurzelknöllchen der Leguminosen" verursacht. Der Bacillus selbst nimmt hier die sog. „Bacteroiden"-Form an, Deformierungen, die zum Teil wohl von der Leguminose verdaut werden. Jedenfalls haben diese Bacterienknöllchen die Eigenschaft, den freien Stickstoff der Luft zu binden und zwar nur soweit die befallenen Wurzeln resp. ihre Insassen direkt mit der Atmosphäre in Berührung kommen; in Wasserkultur z. B. hört dieses Vermögen auf. Es handelt sich also hier um eine Symbiose auf Gegenseitigkeit, der Bacillus radicicola lebt auf Kosten der Leguminose, entschädigt diese aber dafür reichlichst durch Zuführung des Luftstickstoffes in einer für die Pflanze verwertbaren Form. Die düngende Wirkung der Leguminosen war praktisch lange bekannt, bevor sie wissenschaftlich klargestellt und begründet werden konnte (11). —

Hinzuzufügen wäre hier, dass Bacillus radicicola noch eine Anzahl ebenfalls freien Stickstoff bindender Bacteriengenossen besitzt von denen Clostridium Pasteurianum (12) am besten bekannt ist, die jedoch nie in Verbindung mit den Wurzeln höherer Pflanzen gefunden worden sind.

Das Wurzelsystem chlorophyllfreier Pflanzen ist, solange es sich um reine Saprophyten handelt, stets sehr reduziert, wie z. B. die Neottia nidus avis ihren Namen dem nestförmig kleinen, auf engen Raum beschränkten System dicker fleischiger Wurzel verdankt, die von den mit ihnen verbundenen Mycorrhizenpilzen bewohnt und in ihren wichtigsten Aufgaben unterstützt werden. Ohne die weit durch das modernde Laub hinkriechenden Pilzhyphen könnte ein so wenig entwickeltes Wurzelsystem keinenfalls die Entwickelung der ansehnlichen Pflanze ermöglichen.

Ohne Mycorrhizen kommen dagegen typische Parasiten aus, deren Vegetationskörper vielfach bei den Balanophoraceen und Rafflesiaceen auf pilzhyphenähnliche Stränge im Wirtskörper beschränkt bleibt. Anders verhalten sich die Cuscutaarten und Cassytha filiformis, die an Stelle von Wurzeln überall, wo sie den Wirtskörper berühren, „Haustorien" treiben, Verbindungsgänge zum Wirte zur Befestigung und Überleitung der Nährstoffe. Besser entwickelt sind die Wurzeln der Loranthaceen. So treibt Viscum album, nachdem es sich mit dem Hypokotyl festgesetzt hat, eine Wurzel in das Rindengewebe der Wirtspflanze, die bis an den Holzkörper vordringt, in den sie jedoch nicht einzudringen vermag. Infolge des jährlichen Dickenwachstums des Wirtsbaumes wird dieser „Senker" nach und nach vom Holzkörper umwallt und er folgt diesem Wachstum des Wirtes mit Hilfe seiner in der Cambiumregion des befallenen Baumes gelegenen intercalaren Zuwachszone.

Literatur.

1. *S. Schwendener*, Das mechanische Prinzip im Bau der Monokotyledonen. Lpzg. 1874. S. 155.
2. *E. Warming*, Podostemaceen in *Engler-Prantl's* Pflanzenfamilien III, 2a. 1890, dort weitere Literatur.
3. *H. Fitting*, Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Botanik. III. 209. 1911. Darnach citiert: *B. E. Livingston*, The relation of desert plants to soil moisture and to evoporation. Carnegie-Instit. Publ. Nr. 50. — *Derselbe*, Relation of soil moisture to desert vegetation. Bot. Gaz. 50. 241—256. 1910. — Ausserdem *G. Volkens*, Flora der Ägyptisch-Arabischen Wüste. Berlin 1887.
4. *K. Goebel*, Pflanzenbiolog. Schilderungen. Bd. 1. 1889. Südasiatische Strandvegetation. Epiphyten. Wasserpflanzen. — *Derselbe*, Pflanzenbiolog. Schilderungen. Bd. II. 1891. Insectivoren (Lentibulariaceen). — *L. Jost*, Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen. Bot. Zeitung 1887. — *G. Karsten*, Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel. Bibliotheca botanica 22. 1891. — *A. F. W. Schimper*, Epiphytische Vegetation Amerikas. Bot. Mitteil. aus den Tropen. Jena 1888. — *Derselbe*, Indomalayische Strandflora. Ibidem. Jena 1891 — *Derselbe*, Pflanzengeographie. Jena 1898. — *Johs. Schmidt*, Vegetationsbilder, Vegetationstypen aus dem Meerbusen von Koh-Chang. III. Reihe. Heft 7, 8. Jena 1906. — *H. Schenck*, Aërenchym. *Pringsheim's* Jahrb. XX. 526. 1889. — *M. Treub*, Myrmecodia echinata. Ann. de Buitenzorg. III. 129. 1883. — *R. von Wettstein*, Vegetationsbilder aus Südbrasilien. Leipzig u. Wien 1904.
5. *Fr. Oltmanns*, Wasserbewegung in der Moospflanze etc. Diss. Strassburg. 1884.
6. *Z. Kamerling*, Zur Biologie u. Physiologie der Marchantiaceen. Flora 84. Ergbd. 1897. 1.
7. *Fr. Oltmanns*, Fucaceen. Bibliotheca Botanica. 14. 1889.
8. *J. Reinke*, Abhandlungen über Flechten I—V. *Pringsheim's* Jahrb. 26. 28. 29.
9. *H. Marshall Ward*, On the structure, development and life-history of a tropical epiphyllous Lichen (Strigula complanata). Transact. Linn. Soc. sec. ser. Botany. Vol. II. 1883. 87.
10. *B. Frank*, Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. d. D. Bot. Ges. III. 1885. 128. — *E. Stahl*, Der Sinn der Mycorrhizenbildung. *Pringsheim's* Jahrb. f. wiss. Bot. XXXIV. 539.
11. *Hellriegel* und *Wilfarth*, Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. 1888. Zeitschr. d. Ver. f. d. Rübenzucker-Industrie d. D. R. Beilageheft.
12. *S. Winogradsky*, Sur l'assimilation de l'azote gazeux de l'atmosphère par les microbes. Compt. rend. Pariser Akademie 1893. 116. Bd. p. 1385 u. 1894. 118. Bd. p. 353 und Archives des sciences biolog. 3. Bd. 1895. St. Petersburg.

D. Ausgestaltung und Leistungen des Sprosssystemes.

Die Aufgabe des vegetativen Sprosses ist die Kohlensäure-Assimilation, von der wir wissen, dass sie von der Gegenwart der Chlorophyllkörper in lebenden Pflanzenzellen, vom Lichte und von Kohlensäure- und Wasserzufuhr abhängt. Als Organ der Assimilation höherer Pflanzen dient der Spross, d. h. der aus der Plumula des dikotylen oder gymnospermen Keimlings sich entwickelnde, dem Hypokotyl aufgesetzte Teil, resp. das aus dem seitlich gelegenen Vegetationspunkt monokotyler Embryonen hervorgehende Gebilde. Ein Spross besteht aus der Achse und ihren Blättern. An dem Achsenende befindet sich der aus meristematischem Gewebe bestehende Vegetationspunkt, dem die Neubildung von Zellen für das weitere Wachstum der Achse obliegt. Die Blätter gehen als exogene Protuberanzen in bestimmter Reihenfolge aus dem Vegetationskegel hervor. Sie überholen diesen durch schnelleres Längen-

wachstum und bilden mit ihm zusammen die Stammknospe. In den einzelnen Blattachseln bleibt in der Regel ein Meristemkomplex übrig, welcher entweder nach Anlage weniger Blattanlagen oder auch ohne solche zu bilden, von der Rinde überwallt, als Ruheknospe erhalten bleibt, oder in einen Achselspross auswächst. Die Verzweigung eines Strauches oder Baumes geht aus derartigen Achselsprossen hervor. Die Blattansatzstellen an der Achse heissen Knotenstellen oder Nodien, sie sind häufig in ihrem anatomischen und morphologischen Verhalten von den zwischen ihnen liegenden Achsenteilen, den Internodien, mehr oder minder verschieden.

Das im meristematischen Gewebe des Embryo in allen Teilen mögliche Wachstum ist also jetzt auf die Vegetationspunkte der Wurzeln und Sprosse beschränkt; ohne ihre direkte oder indirekte Vermittelung findet keine weitere Organanlage statt.

Öcologisch ist in der normalen Pflanze das Blatt das Assimilationsorgan, die Achse sein Träger. Es sei zunächst einmal angenommen, dass die Blätter derart orientiert sind, dass sie eine möglichst günstige Lage zum Licht, dessen Energie sie für ihre Arbeit bedürfen, einnehmen. Ohne in die Einzelheiten dieses photosynthetischen, für die ganze Organismenwelt grundlegenden Prozesses eingehen zu können, muss doch hervorgehoben werden, dass der Blattbau stets Eintritt und Austritt von Gasen, Kohlensäure, Sauerstoff und Wasserdampf gestattet, den Ausgangs- und Endprodukten der Assimilation, wie auch der stets daneben hergehenden Atmung. So finden wir in jedem Blatte eine oberflächliche, in erster Linie assimilierende Lage von Palisadenzellen unter der farblosen Epidermis, darunter ein mehr oder minder mächtiges Schwammparenchym, das ein unter sich kommunizierendes System von Intercellularräumen umschliesst und von der mit zahlreichen kleinen Spaltöffnungen versehenen Epidermis der Unterseite abgeschlossen wird. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen vermögen den Zugang zum Intercellularsystem zu öffnen resp. zu schliessen, wie es den Bedürfnissen des Blattes entspricht. Bei zunehmendem Wasserdruck wirkt dieser und der Bau der Membran im allgemeinen auf die Öffnung der Spalten hin, die sich bei abnehmendem Druck daher wieder schliessen müssen, so dass die Wasserökonomie von der Pflanze selbsttätig geregelt wird. Wird noch hinzugefügt, dass ein für Aussteifung wie für Zu- und Ableitung gleichmässig sorgendes Netz feinster Gefässbündel jeden kleinsten Teil der Blattoberfläche durchzieht, so ist der Bau eines normalen Blattes im allgemeinen geschildert.

Für das richtige Funktionieren ist nun wichtig, dass die bei günstiger Beleuchtung geöffneten Spaltöffnungen Kohlensäure einströmen lassen, aus deren Zerlegung unter Wasseraufnahme u. a. Kohlehydrate entstehen. Sollen diese nun aber zu Eiweissstoffen weiter verarbeitet werden, wie es jedenfalls auch in den Blättern geschieht, so müssen die Zellen daneben Stickstoff, Schwefel und eventuell Phosphor zur Verfügung haben. Alle diese Elemente werden ja in unendlich verdünnter Lösung von den Wurzeln aufgenommen und weitergeleitet; da jedoch erhebliche Quantitäten davon gebraucht werden, so ist stetiger Nachschub notwendig und das überschüssige Transportmittel, das Wasser, muss aus der Pflanze wieder entfernt werden. Das geschieht nun in Form von Wasserdampf, der aus den geöffneten Spaltöffnungen austritt. So ist also zur Photo-

synthese ein stetiger Transpirationsstrom notwendig, der alles, was an anorganischem Material ausser dem von den Blättern aus der Atmosphäre aufgenommenen Kohlenstoff gebraucht wird, herbeischaffen muss. Wie dieser stetige und bis in die höchsten Baumkronen reichende Transpirationsstrom zustande kommt, ist eine wichtige Frage der Physiologie, die ihre Lösung im allgemeinen wohl darin gefunden hat, dass der Wurzeldruck für das Einpressen des Wassers in die Gefässbahnen verantwortlich ist, dass die Transpiration der Blätter eine sehr erhebliche Saugung veranlasst, und dass die Kohäsion des Wassers das Zerreissen der einmal gebildeten Wassersäule verhindert. Im einzelnen bleiben dabei freilich noch sehr viele Punkte genauerer Untersuchung vorbehalten, deren Klarstellung erst eine völlige Beantwortung des Problems ergeben kann.

Diese kursorische Schilderung einer unter gewöhnlichen Verhältnissen assimilierenden Normalpflanze bedarf nun einer genaueren Betrachtung im einzelnen.

Dazu wird es notwendig die auf die Pflanze und ihre Arbeit nachhaltig einwirkenden Faktoren nacheinander für sich zu betrachten, um alsdann Schlüsse auf das Zusammenwirken ziehen zu können. So soll hier zunächst derjenige äussere Faktor, der auf die ganze Pflanzengestalt und ihre Lebensführung den grössten Einfluss ausübt, die Wasserökonomie der Pflanzen für sich behandelt werden. Unter Vernachlässigung von Temperatur- und Lichteinflüssen, die lediglich als dem Pflanzenleben günstig angenommen werden, seien diejenigen Gewächse hier vorangestellt, die stets reichliche Wassermengen zur Verfügung haben.

Derartige Hygrophyten oder hygrophile Pflanzen zeigen charakteristische Merkmale, vor allem eine ausgesprochene Grossblättrigkeit und geringen Verdunstungsschutz ihrer ausgedehnten, wenn auch minder zahlreichen Blätter, relativ schwächere Wurzelausbildung bei langgestreckten Internodien. Bei Umschau nach Vertretern von Hygrophyten trifft man zunächst auf die mächtigen Scitamineen: Musa mit ihren enormen Blättern, die Heliconia, Alpinia, Elettaria- und Curcuma-Stauden, Ravenala, als einzigen Baum der Familie. Diese Pflanzen können das ganze Jahr hindurch den Luxus einer durch keine Ruhezeit unterbrochenen Vegetation sich gestatten, sie haben fast keinerlei Mittel, um eine Einschränkung des Wasserverbrauches zu ermöglichen, die Musastauden schützen ihre inneren zarten Teile nur durch die Umhüllung mit ihren mächtigen saftigen Blattscheiden, der Ravenalastamm hat keinerlei besonders ausgeprägte Schutzmittel gegen Trockenheit wie andere Bäume sie zeigen. In die Reihe typischer Hygrophilen gehören auch viele Arten jener Riesengräser, der Bambusen, die mit einer unendlichen Laubfülle versehen sind; man zählt hierher die mächtigen Ficusbäume, die die javanischen Marktplätze im feuchteren Westen der Insel zieren, die grossblättrigen Brotbäume, Artocarpus incisa, die immergrünen Rasamalabäume des westjavanischen Gebirges und jene ungezählten Mengen von mächtigen Baumformen, welche die Süd- und Mittelamerikanischen feuchten Waldungen, die Kamerunberge Afrikas und die feuchten austral-asiatischen Tropen beherbergen.

In Bezug auf den Lichtgenuss, der den hohen Bäumen zu Gebote steht, sind einer verschiedenen Anpassung unterworfen: Alle als Unterholz und Bodenbedeckung in diesen feuchten Waldungen heimischen Kräuter, Stauden und

Buschpflanzen, von den stolzen, mit mächtigen, feinst zerteilten Wedeln gekrönten Farnbäumen und den grossblättrigen Scitamineenstauden, den in Metallglanz schillernden Begonien,den buntblättrigen Melastomaceen, Acanthaceen und Rubiaceen, den sammetblättrigen Gesneriaceen, Araceen, den Piperaceen und Urticaceen bis zu den stets mit tropfbar flüssigem Wasser bedeckten zarten Hymenophyllum- und Trichomanesarten.

Versucht man nun einige gemeinsame Züge herauszuschälen, welche diesen typisch hygrophilen Vertretern ihr Gepräge aufdrücken, so ist das der ombrophile Charakter wie *Wiesner* (1) es genannt hat.

Die Blätter der Pflanzen sind alle leicht benetzbar; ein darauf gebrachter Tropfen Wasser verteilt sich momentan über das ganze Blatt. Während man bei unsern einheimischen Bäumen und Sträuchern noch einige Stunden nach einem kräftigen Regen eine Fülle von Tropfen herabschütteln kann, ist das Laub ombrophiler Pflanzen sehr bald vollkommen abgetrocknet. Dieses schnelle Abtrocknen ist bedingt durch die Adhäsion des Wassers auf der Blattoberfläche, oder mit andern Worten durch die Beschaffenheit dieser Oberfläche. Man sieht bei genauer Beobachtung, dass sich das Wasser entlang den etwas eingesenkten Blattnerven bewegt oder, dass es durch kleine Pusteln oder Papillen der Oberflächenzellen, die insgesamt den Eindruck eines feingeschorenen Sammet machen, über alle Teile gleichmässig verteilt wird. Zu diesen beiden Eigentümlichkeiten der Wasserbewegung längs den Blattnerven und der Sammetblätterigkeit tritt in sehr zahlreichen Fällen eine bunte Färbung der Blätter hinzu. Das Grün wird in ein dunkles Blaugrün mit Sammetglanz verwandelt, so z. B. bei dem schönen Anthurium cristallinum mit den dreieckigen, senkrecht gestellten, hell geaderten Blättern, oder dem prächtigen Cyanophyllum magnificum und anderen. Dazu tritt vielfach eine intensivere Rotfärbung, sei es der Nervatur, der Blattränder oder bestimmter Flecke — daneben fast regelmässig der Blattunterseite —, und das Auftreten heller, weisser oder metallisch glänzender, scharf umschriebener Stellen der Blätter. Gleichzeitig bemerkt man, dass die papillöse Aufwölbung der Epidermiszellen nicht gleichmässig über diese verschiedenen Färbungen hinweggeht, sondern nur die dunkleren und die grünen Stellen besitzen die Papillen, die hellen metallglänzenden Bezirke haben flache Epidermiszellen ohne Wölbung.

In einer seiner gehaltvollen öcologischen Arbeiten geht *Stahl* (2) näher auf diese Verhältnisse ein. Er zeigt, dass die Papillen wie Strahlenfänge für das Licht wirken müssen. „Selbst solches Licht, welches annähernd parallel die Blattoberfläche streift, gelangt noch in das Blattinnere.“ Die Bedeutung der mit dieser Sammetblättrigkeit verbundenen verschiedenen Färbung besteht nach den sorgfältigen physikalisch-physiologischen Untersuchungen desselben Autors in der verschiedenen Transpirationsleistung der verschieden gefärbten Blattbezirke zu verschiedenen Tageszeiten. „Bei Zustrahlung sind es die dunkelen Stellen, die sich rascher und stärker erwärmen, und zwar wirken hier mehrere Umstände in derselben Richtung: die zu Strahlenfängen ausgebildeten konischen Oberhautzellen, das durch Luftschichten nicht erschwerte Eindringen der Strahlen in die Trichterzellen, das reichlich vorhandene Blattrot und endlich die grösseren und zahlreicheren Chlorophyllkörner. An den Silberflecken sind diese Eigenschaften entweder in minderem Grade ausgebildet; . . . ., oder sie fehlen ganz . . . . Alle diese Umstände verlangsamen bei sinkender Lufttemperatur und fehlender



Fig. 22.

Zweig von Cissus discolor Vent. mit bunten Sammetblättern, deren Spitze als Träufelspitze ausgebildet ist.

Gezeichnet von *K. Wangerin.*

Zustrahlung die Wärmeabgabe von seiten des Blattes und begünstigen die Wasserdampfabgabe.“ Pflanzen, bei denen so minutiöse Erwägungen Bedeutung gewinnen können, sind nun in den feuchtesten Teilen tropischer Waldungen nicht etwa seltene Erscheinungen, vielmehr trifft alles zugleich oder einzelnes davon auf eine grosse Zahl der schönsten Begoniaarten zu, Melastomaceen stellen in Centradenia, Bertolonia u. a. entsprechende Vertreter, die Orchideen in Anoectochilus, Goodyeraarten etc., die Araceen in Anthuriumarten, ferner die Gesneriaceen, Rubiaceen, Acanthaceen und andere Pflanzen wie Cissus discolor (Fig. 22). Die Capillarattraktion der Sammetblätter mit ihrer durch die Papillen vergrösserten Oberfläche darf nun nicht unterschätzt werden; sie genügt nicht nur zur momentanen flachen Ausbreitung eines darauf gebrachten Wassertropfens, sondern vermag auch Wasser aus einem darunterstehenden Gefäss eine ganze Strecke in die Höhe zu ziehen. In solchem Sammetüberzug liegt eines der wirksamsten Mittel zur schnellen Trockenlegung der Blattfläche.

Aber alle diese Mittel müssten wirkungslos bleiben ohne eine entsprechende Gestaltung des Blattumrisses, denn nur durch schnelles Abfliessen des Wassers vom Blatte kann die Sammetblättrigkeit auf Trockenlegung der Spreite hinarbeiten. Das Abtropfen ist nun durch die in eine lang ausgezogene Spitze auslaufende charakteristische Form der Hygrophytenblätter gesichert oder doch erheblich erleichtert, es ist das die Bildung einer sogenanntrn „Träufelspitze“ (3). Solche Träufelspitzen sind ein charakteristisches Merkmal ombrophiler Sträucher, Stauden und Kräuter nicht minder wie der Bäume. Bei der in der Regel ein wenig abwärts geneigten Lage der Seitenzweige und ihrer Blätter kann das Regenwasser leicht abtropfen (vergl. auch Fig. 45, S. 320), und um so besser, je gleichmässiger es vorher durch die geschilderte Oberflächenbeschaffenheit über das Blatt verteilt war. Die Träufelspitzen sind entweder gerade oder etwas säbelförmig umgebogen, schmal oder etwas breiter wie z. B. bei dem hier dargestellten Cissus discolor. Sie sind für ausserordentlich zahlreiche typische Hygrophyten gleichmässig charakteristisch und *Jungner* hebt hervor, dass das ganze Kamerungebiet diese Blattzuspitzung als einen Grundzug der Blattformen aufweise. Besonders schön sind die Träufelspitzen von Ficus religiosa und Elatostemma cuspidiferum, einer Urticacee, ausgebildet.

Die Bedeutung der baldigen Trockenlegung der Blattspreiten wird für diese Pflanzen weder in der erheblichen Entlastung des Sprossystems von dem Gewicht des zurückgehaltenen Wassers, noch in der Zuleitung zu den Wurzeln zu suchen sein. Es kann sich entweder um Reinigung der Blattspreite von den Keimlingen epiphyller Algen, Moose und Flechten handeln, die sich mit Vorliebe auf Blattspreiten feuchter Waldgewächse festzusetzen pflegen; es ist das eine von *Jungner* ausgesprochene Vermutung, oder aber, und das erscheint wahrscheinlicher, diese Trockenlegung steht, wie *Stahl* annimmt, im Dienste der Transpiration. Solange das dem Blatt anhaftende Wasser verdunstet, was im feuchten Walde lange dauern kann, wird die Temperatur des Blattes erniedrigt, und infolge davon kann ein solches Blatt lange Zeit keinen Wasserdampf abgeben, da dazu bei dampfgesättigter Atmosphäre ein höher als die Umgebung temperierter Körper allein imstande ist. Es würde dem Blatte damit auch der Nahrung zuführende Wasserstrom entzogen bleiben, während nach

Abtropfen des über die ganze Oberfläche verteilten Wassers die Transpiration des abgetrockneten Blattes und damit die Wasserzufuhr alsbald wieder einsetzen kann.

Es ist wichtig, hierbei zu beachten, dass viele typisch ombrophilen Blätter diese Eigenschaft nicht von ihrer ersten Jugend an besitzen. Vielmehr sind gerade derartige stark hygrophile Gewächse der feuchten Tropen dadurch ausgezeichnet, dass sie ihr Laub gleichsam ausschütten, d. h. dass die in Masse am jungen Zweig gleichzeitig entstehenden Blätter, deren Internodien noch nicht voll entwickelt sind, schlaff herabhängen und so bleiben, bis sie und ihre Tragachse erst die nötige Festigkeit angenommen haben. So verhalten sich z. B. Theobroma Cacao, Mangifera indica, Amherstia nobilis, Brownea excelsa, Jonesia u. a. In diesem Zustande ist das junge Blatt durchaus nicht ombrophil, es lässt sich nicht benetzen, sondern das Wasser bleibt in Tropfen darauf stehen und erst nach der völligen Fertigstellung und Annahme der normalen Stellung gegen das Licht kommt die für die Öcologie der ganzen Pflanze so wesentliche Eigenschaft der leichten Benetzbarkeit mehr und mehr zur Geltung, deren Bedeutung also in der gesteigerten resp. minder lang aussetzenden Transpiration zu suchen ist.

In gleicher Richtung wie diese letztgenannte Deutung der Regenwasserableitung liegt eine weitere häufige Eigenschaft tropischer Kräuter und Sträucher, die im Dienste der Ernährung das Wasser nicht nur mehr in Dampfform abgeben, sondern aus besonderen Spalten in grossen Tropfen ausscheiden. Die Erscheinung solcher Wasserspalten ist ja auch in unseren Breiten häufig, und vielfach wird als Tau aufgefasst, was eine aktive Wasserabsonderung seitens der Blattspitzen, besonders unserer Gräser, ist. Aber in solchem Maasse wie im tropisch feuchten Walde wird sich kaum sonst die Wasserausscheidung zeigen. Bekannt ist diese Erscheinung der Guttation seit langem bei Colocasiaarten unserer Gewächshäuser, wo die Wassertropfen in kontinuierlicher Folge von der Blattspitze herabfallen. *Haberlandt* (4) hat nun an tropischen Pflanzen besondere, Hydathoden genannte Organe nachgewiesen, die der Wasserabscheidung dienen, und die sogar nach Abtötung sich wieder bildeten bisweilen zwar in völlig neuer Form, aber mit derselben Funktion. Eine Tatsache, die für die hohe Bedeutung der Leistungen dieser Organe für die Pflanzen Zeugnis ablegen wird. —

Zu den typischen Hygrophyten gehören nun ausserdem natürlich die Wasserpflanzen (5), und zwar in erster Linie die submersen Gewächse. Diese völlig untergetaucht lebenden Pflanzen sind bei uns ja schon recht zahlreich vertreten, Elodea, Ceratophyllum, Hottonia, die Batrachiumarten, Utricularia usw. Alle stimmen im Besitze mehr oder minder fein zerteilten Laubes überein, das dem dichteren Medium keine grössere einheitliche Widerstandsflächen bietet, und dessen durch keine Cuticularschichten geschützte grosse Oberfläche bei der Nahrungsaufnahme, die hier ja auch die Aufnahme der im Wasser gelösten Gase mitbegreift, für diese vielfach schwach oder gar nicht bewurzelten Pflanzen eine erhebliche Rolle spielen muss. Die Beleuchtungsverhältnisse freilich sind minder günstig, aber denen im Waldesschatten doch wohl stets vergleichbar. Und so finden wir in den vorher mit aufgeführten ombrophilen Pflanzen auch eine Reihe, die man, obgleich es Landpflanzen sind, diesen submersen Formen doch am besten ver-

gleichen kann; das sind die tropisch feuchten Hymenophyllum- und Trichomanesarten. Diese zierlichen Pflänzchen gleichen in dem dünndurchsichtigen, von keiner Cuticula geschützten Laube völlig den submersen Pflanzen, leben sie doch auch stets an Örtlichkeiten, die ihnen tägliche Bedeckung mit tropfbar flüssigem Wasser durch Tau oder Regen sichern dürften und da sie keinerlei Schutzorgane gegen Austrocknung besitzen, würden sie an anderen Orten auch kaum imstande sein zu existieren. In ähnlicher Lage finden sich hier und da auch weitere Farne vor, wie Asplenium obtusifolium, Polypodium pteropus und andere.

Auch die zweite Kategorie von Wasserpflanzen, die mit schwimmenden Blättern versehenen, sind den Hygrophyten beizuzählen. Sie werden in ihren Schwimmblättern natürlich andere Organisationen zeigen, da diese der Wellenbewegung Stand halten müssen und der Luft und dem Sonnenlicht ausgesetzt sind. Demnach kommt ihrer Oberseite eine derbe Epidermis zu, mit den für Atmung und Ernährung notwendigen Spaltöffnungen. Alle Intercellularräume werden sehr ausgedehnt, da ihr Luftgehalt die Schwimmfähigkeit des Blattes bedingt. Ferner muss die Oberfläche unbenetzbar sein, so dass die Transpiration und Ernährung nicht durch Verschluss der Spalten mit Wasser gehindert werden kann. Hat eine solche Pflanze nur Schwimmblätter und schwimmt frei auf dem Wasserspiegel, so wird sie mit ihren untergetauchten Teilen Nährstoffe aus dem Wasser aufnehmen müssen, wie z. Hydrocharis morsus ranae; besitzt die Pflanze einen im Grunde festwurzelnden Stamm, so werden seine Wurzeln wesentlich mit für die Ernährung sorgen, wie bei Nymphaea- und Nupharartten. Betrachtet man nun noch die mit mächtigen Schwimmblättern ausgerüsteten Riesennymphaeen des Amazonas, Victoria regia, und des tropischen Asiens, Euryale ferox, so ist ihr starker mechanischer Aufbau nicht zum wenigsten dem Bedürfnisse nach grossen Lufträumen in der Pflanze zuzuschreiben, welche einmal die Schwimmfähigkeit der Blätter bedingen, aber auch ihrerseits gegen die Gefahr zusammengedrückt zu werden, geschützt sein müssen. Der aufgebogene Rand der Victoriablätter sorgt besser als die Unbenetzbarkeit allein es vermöchte dafür, dass die Oberfläche nicht von Wasser überspült wird, und der Gefahr, von Fischen oder anderen pflanzenfressenden Wassertieren beschädigt zu werden, entspricht die starke Bewaffnung der Rippenunterseite mit kräftigen und zahlreichen scharf stechenden Stacheln, die weit ins Wasser vorragen und als Schutzwaffen fungieren, insbesondere auch für die jungen Blätter, die, in der Knospenlage eingerollt, ihre scharfen, mächtigen Stacheln rings auswärts kehren müssen.

Von Interesse ist eine Betrachtung der kleinen schwimmenden Wasserfarnpflanze Salvinia (6), die in verschiedenen Arten verbreitet ist. Sie besitzt keine Wurzeln sondern nur 3zählige Blattwirtel; von den drei Blättern eines Wirtels wird aber stets eines als „Wasserblatt“ ausgebildet; es nimmt ausserordentlich reiche Verzweigung an und dient als Wurzel, während die beiden anderen Blätter mit Hilfe reich entwickelten Luftgewebes die Pflanze auf der Wasseroberfläche schwimmend erhalten. Noch in anderer Weise vereinigen sich die beiden verschiedenen Blattypen submerser und schwimmender Pflanzen bei Cabomba caroliniana oder Ranunculus aquatilis. Beide Pflanzen zeigen typische untergetauchte, reich zerteilte, schwach cuticularisierte Blätter solange sie nur vegetativ

bleiben, die Schwimmblätter haben eine sehr viel geringere Zerteilung als die submersen Wasserblätter, die Zipfel sind flach auf dem Wasser ausgebreitet, nicht stielrund wie die untergetauchten Teile, kurz alle verschiedenen Organisationseinzelheiten sind grundverschieden. Das submerse Blatt ist Ernährungsorgan, das schwimmende Blatt dient als Stützpunkt für die in seiner Achsel hervorbrechende Blüte, welche sich oberhalb des Wasserspiegels entwickeln und verblühen muss, da sie auf Insektenbestäubung angewiesen ist.

Gelangen solche Wasserpflanzen nun einmal, etwa beim Austrocknen des Teichrandes, in die Lage als Landpflanze weiter leben zu müssen, so gehen sehr lehrreiche Veränderungen mit ihnen vor. Ranunculus aquatilis z. B. erhält sehr gestauchte verkürzte Internodien, die Blätter bleiben klein, sie werden flach und minder reich zerteilt. Vor allem aber wird eine vor stärkerer Wasserabgabe schützende Cuticula ausgebildet, die das Fortexistieren unter den modifizierten Lebensverhältnissen erlaubt.

Es gibt nun eine ganze Anzahl von amphibischen Pflanzen, die imstande sind, sowohl als richtige Wasserpflanzen im Wasser zu leben, dann meist mit Schwimmblättern versehen sind — oder auch auf dem Lande sumpfige Stellen einzunehmen. Derartige amphibische Pflanzen sind z. B. Polygonum amphibium, Nuphar luteum, Marsilia quadrifolia, Pilularia globulifera, Hippuris vulgaris u. a. mehr. Stets haben die im Wasser lebenden Individuen den Charakter typischer Hygrophyten angenommen, aufs Trockene geraten, gehen Veränderungen mit ihnen vor, die den eben bei Ranunculus aquatilis geschilderten, gleichen.

Diesen zeitweilig und in unregelmässigen, durch den Zufall bestimmten Zwischenräumen zwischen hygrophilem und nicht hygrophilem Charakter wechselnden Pflanzen seien jene angereiht, die in regelmässigen Zwischenräumen durch physiologische Trockenheit gezwungen werden, ihre Vegetation völlig einzustellen und aus Hygrophyten sich in Xerophyten zu verwandeln. Solche „physiologische Trockenheit“ kann durch Kälte oder durch Regenlosigkeit bedingt sein, für die Pflanze kommt es auf das gleiche hinaus. Derartige periodisch einmal hygrophil und das andere Mal xerophil angepassten Gewächse nennt man mit *Schimper* (7) Tropophyten, und solche Tropophyten sind in unserer heimischen Vegetation vorwiegend vertreten. Aus dem was diese Tropophyten gegenüber den Hygrophyten Neues zeigen, werden sich Fingerzeige für bessere Beurteilung ihrer beiderseitigen Öcologie ergeben müssen.

So unterscheiden sich die Vegetationsbedingungen unseres Sommers hauptsächlich quantitativ von den geschilderten Verhältnissen der feuchten Tropen. Die Intensität des Lichtes, die unseren Pflanzen im Hochsommer zu Gebote steht ist wenig (8) oder kaum verschieden von derjenigen der feuchten Tropen, da der tropische Himmel zur Zeit grosser täglicher Sonnenhöhe meistens bedeckt ist, während die Lichtmenge, die ihnen zukommt, sogar wesentlich grösser sein muss als unter den Tropen, weil der Tag erheblich länger ist. Ein Hauptunterschied wird aber in der sehr viel grösseren Schwankung aller klimatischen Faktoren zu finden sein; die Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsdifferenzen z. B. betragen bei uns in kurzen Zeitintervallen das Mehrfache von denen im gleichmässigen Tropenklima.

Immerhin ist auch bei uns eine üppige Vegetation im Sommer vorhanden. Hohe Bäume, reich belaubt, wie Eiche, Buche, Unterholz aus Sträuchern, Kräutern

und Stauden. Vergleicht man aber die Blätter genauer, so sieht man sie relativ klein bleiben, sie sind ausserdem dünn und von geringer Festigkeit. Sind sie im Schatten und bei grösserer Feuchtigkeit gewachsen, so nimmt ihre Umfangsgrösse zwar ein wenig zu, aber die Querschnittsgrösse geht zurück. In der Sonne pflegen bei der Buche zwei starke, dichtgedrängte Lagen von Palisadenzellen vorhanden zu sein und ein mehrschichtiges Schwammparenchym; der ganze Querschnitt hat die 2—3fache Höhe eines anderen, aus halb- oder ganzschattiger Lage genommenen Buchenblattes, dessen einfache Schicht von Palisadenzellen weit auseinandergestellte, schmächtige und niedrige Zellen aufweist, durch weitmaschiges Schwammparenchym aus Sternzellen unterwärts begrenzt, das eventuell dicker wird als das Palisadenparenchym. Auch bei den mehrjährigen Blättern von Ilex aquifolium, Vaccinium vitis Idaea u. a. zeigen sich ähnliche Unterschiede, obgleich es scheint, dass bei mehrjährigen Blättern keine so starke Reduktion im Bau der Schattenblätter erfolge — vielleicht auch schon deshalb, weil es sich um Pflanzen des stets beschatteten Unterholzes handelt —, wie bei den nur eine Vegetationsperiode aushaltenden, hinfälligen Blättern der heimischen Bäume.

Ob so erhebliche anatomische Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblatt auch an tropischen hygrophilen Bäumen konstatiert werden können, ist einstweilen unbekannt. Jedenfalls besteht aber beim Vergleich hygrophiler und tropophiler Bäume, abgesehen von der Grösse der Blattfläche ein steter Unterschied in der Blattform. Gewiss herrscht auch bei den Blättern tropophiler Bäume, Stauden und Kräuter eine grosse Formenmannigfaltigkeit, ja der Blattrand ist viel abwechslungsreicher gestaltet als bei den meist ganzrandigen Blättern hygrophiler Bäume, doch werden gerundete oder mässig spitze Blätter überwiegen und nur selten die scharf ausgeprägten richtigen Träufelspitzen sich finden. Auch fehlt unsern ombrophoben Gewächsen ja die wesentliche Voraussetzung für das Funktionieren der Träufelspitze: die leichte Benetzbarkeit der Oberfläche, die den ombrophilen Hygrophytenblättern allgemein zukommt.

Wie steht es nun mit der Lichtstellung der Blätter? Einstweilen hatte es genügt zu betonen, dass das Blatt günstig zum Licht stehen müsse, aber was ist günstig? Im allgemeinen wird man finden, dass das Blatt sich so an seinem Standorte einstellt, dass es mit seiner oberen Fläche rechtwinkelig zu der grössten Menge diffusen Lichtes gerichtet ist. Infolgedessen sieht man an den orthotropen, gerade in die Höhe schiessenden Trieben von Symphoricarpus, Philadelphus, oder anderen Pflanzen mit gekreuzter Blattstellung die abwechselnden Paare mit aufwärts schauender Blattlamina; sobald aber solche Triebe überschattet werden, legt sich die Spitze schräg gegen die Richtung des stärksten diffusen Lichtes um, und man bemerkt, dass alle Blätter ihre Lamina gegen dieselbe Lichtrichtung drehen, so dass aus dem orthotropen, decussiert beblätterten Spross ein scheinbar zweizeilig beblätterter plagiotroper wird.

Eine solche Einwirkung des Lichtes auf die Stellung der Blätter wird nun mehr oder minder auch bei den vorher besprochenen typischen Hygrophyten zu finden sein, doch ist das Lichtbedürfnis der einzelnen Pflanzenarten, ja der einzelnen Individuen ein sehr verschiedenes. Die plötzliche Steigerung der bisher gebotenen Lichtmenge, z. B. für den Nachwuchs in einem geschlagenen Hochwalde, oder für die Schattenblätter eines plötzlich freigestellten Buchenstammes

wird der betreffenden Blattgeneration wohl stets verderblich sein, eventuell die Pflanze selbst erheblich schädigen können. Da ist es denn wichtig, dass den Blättern gewisse Mittel zur Verfügung stehen, um die Aufnahme der ihnen resp. ihrem Chlorophyllapparat zugestrahlten Lichtmenge zu regulieren und ihrem Bedürfnisse anzupassen.

Ein allen mit Chloroplasten ausgerüsteten Pflanzenzellen in mehr oder minder hohem Grade zur Verfügung stehendes Mittel das Licht voll auszunutzen, den empfindlichen Chlorophyllapparat aber einem schädlichen Übermaass zu entziehen, besteht in der Verlagerung der Chlorophyllkörner, die in den Zellen entweder Flächenstellung annehmen und so die ganze Lichtmenge und -Intensität empfangen, oder sich in Profilstellung ordnen, wobei eine Formänderung die noch vom Lichte getroffenen Teile vergrössern oder verkleinern kann. Mesocarpus (9) und die Diatomeen sind als klassische Objekte dafür mit Vorliebe benutzt worden, weil ihre Einzelligkeit geeignet schien, klare Resultate für die physiologischen, daran knüpfenden Fragen zu liefern. Uns genügt hier die Tatsache der Bewegung und ihrer Abhängigkeit von der Intensität des Lichtes, die sowohl für Einzeller wie höhere Pflanzen sichergestellt ist.

Zahlreichen Pflanzen kommt aber ausserdem noch die Fähigkeit zu ihre Blätter oder Teilblätter in ihrer Stellung so zu ändern, dass den jeweiligen Beleuchtungsverhältnissen entsprechend das Licht voll ausgenutzt werden kann, aber eine Schädigung des Blattes oder der ganzen Pflanze durch zu grosse Erwärmung und dadurch bedingte allzu grosse Wasserausgabe bei der Transpiration vermieden wird.

Die so vielfach als Heckenpflanze oder sonst angepflanzte Robinia pseudacacia (10) ist ein gutes Objekt, um die Stellungsänderungen der mit Blattgelenken versehenen Leguminosen etc. -Blätter zu beobachten, soweit sie uns hier näher interessieren. Bei diffusem Lichte findet man die Fieder-Blätter der Robinia flach ausgebreitet, alle einzelnen Fiederchen von der Hauptspindel mehr oder minder wagerecht abgespreizt, so dass das Blatt dem einfallenden Licht volle Flächenstellung bietet, bei direkter Besonnung dagegen richten sich die Foliola mehr oder minder empor, bis sie etwa in Profilstellung dem Einfall des Sonnenlichtes gegenüber verharren. Es ist das also öcologisch ein der Flächen- resp. Profilstellung der Chlorophyllkörner direkt an die Seite zu stellender Vorgang.

In ähnlicher Weise besitzen alle mit Bewegungsgelenken versehenen Leguminosen, Oxalideen usw. die Fähigkeit ihre Stellung gegen den Lichteinfall zu verändern und auf diese Weise Schädigungen durch zu hohe Lichtintensität vorzubeugen. Doch dient die Bewegungsfähigkeit nicht diesem Falle allein und es ist auffällig, dass die Bewegung in verschiedener Richtung stattfindet je nach der Ursache, welche sie auslöste. So sind die Leguminosenblätter auch imstande sog. „Schlafbewegungen" auszuführen, d. h. bei Eintritt der nächtlichen Dunkelheit ihre Foliola ebenfalls zusammenzulegen, aber diese Bewegung ist bei Robinia nach unten gerichtet, also der vorher geschilderten gerade entgegengesetzt. Aufklärung über die öcologische Bedeutung der Schlafbewegung verdanken wir wiederum *Ch. Darwin* (l. c.) und daneben *E. Stahl* (11). Während *Darwin* die Erklärung für die Schlafbewegungen der Blätter in der Verminderung der Frostgefahr finden wollte, da ein wagerecht ausgebreitetes Blatt

stärker abgekühlt werde, als ein vertikal gestelltes, sieht *Stahl* die Bedeutung dieser Bewegung in dem Vermeiden der Taubenetzung. Jede Benetzung verhindert, wie schon bei der Frage der schnellen Spreitentrockenlegung von Hygrophyten ausgeführt ward, die aktive Arbeit des Blattes, weil eine Transpirationsströmung erst nach völligem Abtrocknen wieder einsetzen würde, und ohne solche stetige Zufuhr von Wasser und anorganischen Salzen die Assimilation stocken müsste. Die alsdann, wie bei Robinia, tagsüber so lange festgehaltene Flächenstellung der Blätter bis zu starke Lichtintensität eine Änderung bedingt, würde nach *Stahl* ebenfalls der vermehrten Wasserströmung in der Pflanze zugute kommen müssen. Und, dass die Bewegung in die Profilstellung am Tage nicht nach unten erfolgt, wie nachts, hängt wiederum mit derselben Zufuhr mineralischer Nährstoffe zusammen, da für die Spaltenöffnungen führenden Unterseiten der Blättchen ihr Zusammentreffen durch Umschlagen nach unten eine Erschwerung der Wasserdampfabgabe zur Folge haben müsste.

Ein Wahrscheinlichkeitsbeweis für diese ganze Ausführung lässt sich in der Tat beibringen. Wir sahen, dass ausser der Abgabe von Wasser in Dampfform, vielfach auch direkt flüssiges Wasser abgeschieden wird, wenn es sich um verstärkte Nahrungszufuhr handelt. Derartige, flüssiges Wasser abscheidende Apparate sind ausserordentlich verbreitet, jedoch die Familie der Papilionaceen entbehrt ihrer vollkommen, so dass möglichst reichliche Verdunstung diesen Mangel ersetzen muss; nur dort, wo die Variationsbewegungen der Blätter durch Annahme einer fixen Lichtstellung mit Hilfe von Blattranken etc. ausgeschlossen ist, wie z. B. bei Vicia sepium und allen daraufhin untersuchten Lathyrusarten, tritt Ausscheidung flüssigen Wassers an ihrer Stelle auf. Wenn nun die Pflanzen durch derartige einander vertretende Formen der Wasserabgabe deren unbedingte Notwendigkeit selber dokumentieren, wie es hier wenigstens für die Familie der Papilionaceen der Fall ist, so wird auch der Rückschluss zulässig sein, dass die geschilderten Vorstellungen *Stahl's* über die öcologische Bedeutung der Schlafbewegungen das Richtige treffen.

Minder günstig gestellt in bezug auf die Akkommodationsfähigkeit der Laubblätter an die herrschende Lichtintensität sind die australischen Pflanzen, besonders die Angehörigen der Gattung Eucalyptus. Eucalyptus Globulus z. B. trägt in der Jugend decussiert sitzende Blattpaare mit aufwärts schauenden Spreiten an den orthotropen Zweigen. Diese Jugendblätter gehen später verloren, und an ihre Stelle treten gekrümmte, an langem Stiele vertikal herabhängende lange sichelförmige Blätter, die isolateral gebaut sind, d. h. Palisadengewebe auf beiden Seiten führen, also keinen Unterschied von Ober- und Unterseite erkennen lassen. Öcologisch ebenso verhalten sich die blattähnlich in der Vertikalebene verbreiterten Phyllodien (Blattstiele) neuholländischer Akazien. Es scheinen demnach die im australischen Walde herrschenden Faktoren auf die Ausbildung vertikaler Assimilationsflächen hinzuwirken, was einer Verminderung der Erwärmung und dadurch Herabsetzung der Transpirationsgrösse gleichkommen muss. Als derartige Faktoren möchte die der niedrigen geographischen Breite zu verdankende hohe Lichtintensität des ganzen Kontinentes bei spärlichen Niederschlägen in Betracht kommen, welche nur den im Schatten aufwachsenden jungen Pflanzen erlaubt, wagerecht gestellte Blattflächen zu führen.

Indessen gibt es auch bei uns derartige vertikal gestellte Blattspreiten mit isolateralem Blattbau bei der sog. „Kompasspflanze“ (12) Lactuca scariola und dem nordamerikanischen Silphium laciniatum. Beide zeigen an freistehenden Exemplaren das Bestreben die Blattflächen vertikal und zwar stets in Richtung des Meridians zu stellen, so dass nur die auf- und untergehende Sonne ihre Spreiten in Flächenstellung zu treffen vermag. Die Bedeutung ist nach dem oben Gesagten klar. Im Anschlusse hieran ist erwähnenswert, dass zahlreiche Kräuter unserer trockneren und sonnigen Standorte zwar keine meridionale aber doch vertikale Lage ihrer Spreite anzunehmen pflegen, und so an dem spärlich zu Gebote stehenden Transpirationswasser sparen. Nach *Stahl* (13) sind das in der Nähe von Jena z. B. Brachypodium pinnatum, Thesiumarten, Compositen, Cruciferen und besonders auffallend Geranium sanguineum.

Das gesamte Blattwerk unserer Laubbäume ist nun aber vergänglich und seine minder dauerhafte Ausgestaltung hängt gewiss auch mit dieser nur auf eine Vegetationsperiode beschränkten Lebensdauer zusammen. Es fällt also am Ende des Sommers ab, nachdem die zahlreichen dem Baume oder Strauche dadurch entstehenden Wunden durch ein Abschlussgewebe, die sog. „Trennungsschicht“ noch vorher geschlossen worden sind. Nur die Achse, resp. das Achsensystem, bleibt übrig. Betrachten wir diese Achse jetzt etwas genauer!

Sie ist aufgebaut aus dem Hauptspross der jungen Pflanze und den aus den Blattachseln hervorgegangenen Seitensprossen. Lange nicht alle angelegten Seitensprosse eines Baumes sind zum Auswachsen gekommen, sie liegen als Ruheknospen noch in der Peripherie der Achse verborgen und es bedarf besonderer Umstände, um sie zum Leben zu erwecken. Die Oberfläche der Achse ist von einem dicken Korkmantel bedeckt, dessen Durchmesser sich nach dem Alter der Achse richtet; an jüngeren Gliedern des Systemes dünne, nimmt er an den älteren Teilen mehr und mehr zu. Ebenso wächst der Durchmesser der Achse mit dem Alter. Muss doch für die stetig sich steigernde Last der Seitenachsen und ihrer Laubmasse auch ein stets entsprechend stärker gebauter Träger vorhanden sein. Auf dem Querschnitte, etwa eines Kiefernstammes, sieht man einen mächtigen Holzkörper, in dem die jährlich an der Peripherie sich anschliessenden Verdickungsringe bereits macroscopisch hervortreten, von einem Rindenringe umgeben, an den sich aussen der Korkmantel oder die Borke daransetzt. Zwischen Holz und Rinde liegt die Erneuerungsschicht, das Cambium, das durch tangential eingeschobene Teilungswände stets neue Zellen bald nach innen, bald nach aussen abgibt. Der Holzkörper entspricht seiner Entstehung und Funktion nach dem Gefässteil der Gefässbündel in der Keimpflanze, die Rinde dem Siebteil; diese leitet die Assimilate, jener das Wasser. An diese Hauptachse setzen die jüngeren Seitenachsen mit gleichem Baue daran, Holzkörper schliesst an Holzkörper, Rindenring an Rinde, Korkmantel an Kork an. Die ganze Achse ist also in allen ihren Teilen fest gegen aussen abgeschlossen, das von der Wurzel in den Stamm eingeführte Wasser ist hier gegen Verdunsten auf das beste geschützt und wird so bis in die Spitzen geleitet.

Wie aber sind die Spitzen nach Abfall der Blätter beschaffen? Am Gipfel eines jeden Zweiges befindet sich eine kleine von harten Schuppen fest



Fig. 23.

Aufbrechende Blütenknospen von Cornus mas.

Gez. von *K. Wangerin.*



Fig. 24.

Ulmus campestris. Aufbrechen der Winterknospen. a Lockerung und Auseinanderweichen der Knospenschuppen. b Gipfelspross mit gestreckter Hauptachse, an der zahlreiche stark gefaltete Blattanlagen und ihre Nebenblätter sichtbar werden; letzte Knospenschuppe stark herangewachsen. c Junge Sprosse mit gefalteten Blättern, hinfälligen Nebenblättern und noch erhaltenen Knospenschuppen.

Gez. von *K. Wangerin.*

umschlossene Knospe. Diese Schuppen sind modificierte Blätter, die sich dachziegelig decken; und zwar entsprechen sie meist dem Blattgrund allein, während ihre Spreitenanlage nicht zur Entwickelung gelangt ist; man nennt sie Niederblätter oder Knospenschuppen. Sie sind fest und hart gebaut, in ihren Aussenschichten cutinisiert. Eventuell wird der Verschluss noch fester und dichter gemacht durch Ausscheidung von Harzen, so dass die Knospen alsdann, wie bei Aesculus, einen glänzenden klebrigen Abschluss der kahlen Achse bilden. Das ist die winterliche Tracht unserer Bäume und es ist leicht zu sehen, dass gegenüber dem auf feuchte Vegetationszeit hinweisenden Kleide des Sommers die Bäume im Winter nach Möglichkeit gegen Wasserabgabe, gegen Verdunstung geschützt werden. Schon während des Sommers werden alle diese winterlichen Schutzbildungen entwickelt und fertig gestellt.

Innerhalb dieser Umhüllungen findet sich dann der Vegetationspunkt des Sprosses von bereits wieder angelegten jungen Blattanlagen umgeben oder sie umschliessen die Anlage eines Blütensprosses, in dem der ganze Vegetationspunkt aufgeht. Beifolgende Figur 23 stellt die sich gerade öffnenden Blütenknospen von Cornus mas dar, die die bekannten gelben Blüten als ersten Frühjahrsschmuck, nach Sprengung und Abwerfen der festen Hüllschuppen hervorgehen lassen. Diese Knospen werden bereits im Mai oder Juni angelegt und sind vom Juli und August an in dieser Form am Baum zu finden.

Das Aufbrechen der Blatt-Knospen z. B. eines Ulmenzweiges (Fig. 24) geht ganz allmählich vor sich. Zunächst schieben sich die Ränder der Deckschuppen ein wenig auseinander (a), so dass ihre gelblichen Säume, die bis dahin gedeckt waren, sichtbar werden. Nach und nach lockert sich dann die Knospe und die zahlreichen braunen Deckschuppen und häutig gelben Nebenblätter des jungen Sprosses fallen auseinander, Blatt nach Blatt wickelt sich heraus, zunächst die Spitze, in zahlreiche Falten gelegt. Gleichmässig nach und nach streckt sich Internodium auf Internodium bis das Achsenende erscheint, das bereits wiederum eine für das nächste Jahr bestimmte Knospe trägt, welche der eben geöffneten gleicht, wenn man vom Altersunterschied absieht. So ist hier bei den Tropophyten nirgends von einem „Ausschütten“ der Blätter die Rede, wie es für die typischen Hygrophyten so charakteristisch war.

Dieses Aufbrechen der Knospen wird in unserem Klima in der Regel durch ein paar warme sonnige Tage stark beschleunigt, doch lässt fast jedes Jahr eine darauf folgende kältere Periode einen Stillstand eintreten, der die Weiterentwickelung erheblich verzögert und dieser Umstand gestattet verschiedene Beobachtungen, die ein öcologisches Interesse beanspruchen können. Einer der ersten, seine grünen Blätter ausstreckenden Bäume ist regelmässig die Kastanie, Aesculus Hippocastanum. In der erwähnten Kälteperiode sieht man nun die einzelnen Abschnitte des gefingerten Kastanienblattes vertikal abwärts am bereits etwas wagerecht abgespreizten Blattstiel herabgebogen. Beobachtet man andere Bäume darauf, so ist die Vertikalstellung der meist noch zusammen gefalteten Spreite sehr auffällig auch bei Fagus, Ulmus, Ostrya, Tilia, u. a., wie im kalten Frühjahr 1910 leicht festzustellen war. Diese Vertikalstellung dürfte einem Kälteschutz entsprechen, wie ja *Ch. Darwin* die Schlafstellung in unserem Klima auf die gleiche Bedeutung hatte zurückführen wollen. Erst bei wärmerer Witterung beginnt alsdann ein stärkeres Wachstum von Blatt-

stiel und Internodium der Zweigknospen langsam wieder einzusetzen und die Blattspreiten fangen an sich zu entfalten und wagerechte Lage anzunehmen, worauf die normale Weiterentwickelung eintritt. Findet jetzt aber nochmaliger Nachtfrost statt, wie das ja im Mai keine Seltenheit ist, so sind die bereits wagerecht ausgebreiteten Blätter ungeschützt preisgegeben und fallen ihm zum Opfer, bei denselben Kältegraden, die sie vorher in vertikaler Stellung ungefährdet hatten überwinden können. —

Vergleicht man mit den bisher allein geschilderten tropophilen Bäumen nun unsere sonstige Vegetation, so sind die Sträucher ja im allgemeinen nur quantitativ davon verschieden.

Doch sind einige besondere öcologische Anpassungen hier am besten zu erwähnen, die sich auf die mechanische Ausrüstung des Stammes beziehen. Viele strauchartige Pflanzen bilden ihren Hauptspross derart schwach aus, dass er nur für die ersten Blattpaare hinreichende Tragkraft besitzt, und dass die Pflanze die Hilfe von Stützen in Anspruch nehmen muss, um in eine günstige Lichtlage zu kommen. So ward ja vorher bereits das Hinaufklettern von Efeu und Marcgravia erwähnt, die sich mit Hilfe von Haftwurzeln an Mauern und Baumstämmen emporarbeiten. Derartigen „Wurzelkletterern“ stehen gegenüber zahlreiche mit Hilfe ihres lateralgeotropischen Hauptsprosses an senkrechten Stützen mässigen Durchmessers hinaufwindende „Schlingpflanzen“ wie Phaseolus multiflorus, Humulus Lupulus, Wistaria sinensis usw. und eine in ihrer Ausrüstung sehr verschiedenartige Menge von „Rankenpflanzen.“

Wie die Windepflanzen durch die Einwirkung des Geotropismus veranlasst werden, ihren überhängenden Sprossgipfel im Kreise herumzuführen, bis eine in ihren Bereich fallende geeignete Stütze gefunden ist, oder die bereits ergriffene Stütze fester umschlossen wird, ist eine ins Gebiet der Physiologie fallende Frage. Öcologisch von Interesse ist aber das Verhalten der jungen Blätter, welche bei alsbaldiger Ausbildung dem windenden Sprosse hinderlich sein dürften. Man kann bei fast allen Windern beobachten, dass die Blattanlagen auffällig lange in der Entwickelung zurückgehalten werden, dem verlängerten Achsenteile meist dicht angepresst. Nur die Blattspitze ist alsdann aus einem anatomisch fertig gebildeten Gewebe gebaut, das durch seine dunkler grüne Färbung, Vorhandensein von Spaltöffnungen und Transpirationsarbeit sich auffallend von dem gelblichgrünen, noch embryonalen Gewebe der Blattspreite unterscheidet. Es handelt sich hier um die von *Raciborski* (14) zuerst beobachtete „Vorläuferspitze“ der Blätter, die bei Tamus, Dioscorea und zahlreichen anderen Windern besonders deutlich hervortritt. Sie sorgt für die Ernährung der ansehnlichen Sprossteile, bis die Blätter selbst nach Festlegung der Achse, wo sie dem Winden nicht mehr hindernd entgegentreten, zu voller Ausbildung gelangt sind.

Die Rankenpflanzen haben gegen Berührungsreiz empfindliche Organe, Ranken genannt, mit denen sie an allen beliebigen Stützen sich befestigen können, indem sie sie umschlingen und durch weitere, nach dem festen Umfassen einsetzende Verkürzung der Ranke sich fest an die Stütze anlegen. Solche Ranken, die „gefasst“ haben, werden mechanisch verstärkt und bleiben dauernd erhalten. Als Stütze werden meist Zweige von benachbarten Pflanzen dienen, doch können gewisse Ranken, wie die von Quinaria und Ampelopsisarten, auch an glatten Mauern sich mit Hilfe kleiner am Ende befindlicher

Haftscheibchen anheften und so der Pflanze hinreichenden Halt gewähren. Ihre Blätter werden alsbald die glatte Wand vollkommen verkleiden. Die Ranken gehen teils aus den verschiedenen Blattteilen hervor, wie dem Blattstiel bei Solanum Dulcamara, Tropaeolum etc., der Blattspreite bei Lathyrus aphaca, Flagellaria indica, Gloriosa superba, aus den Endfoliolis von Fiederblättern wie bei Pisum sativum, Vicia, Ervum, Lathyrusarten, Cobaea scandens usw. oder sie entsprechen Sprossbildungen wie bei Vitis, Cucurbitaceen u. a.

An die Rankenpflanzen schliessen sich eng an die besonders in den Tropen hoch entwickelten und einen grossen Teil der „Lianen" liefernden sogenannten „Hakenkletterer" (15), die in ihren einfacheren Formen, wie unseren Rubus- und Rosaarten mit Hilfe scharf rückwärts gerichteter Dornen ihre im Dickicht hoch aufgeschossenen Langtriebe vor dem Zurückgleiten bewahren. Ähnlich funktionieren die erhalten bleibenden und sich zurückkrümmenden Blattstiele von Quisqualis indica und anderen Combretaceen, die sehr viel komplizierteren Flagellenästchen oder die über ihre Spreite hinaus übermässig verlängerten schwanken Blattspindeln der Daemonorops, Calamus und anderer Kletterpalmen, die wegen ihrer ausserordentlich scharfen Stacheln und Widerhaken zu den unangenehmsten Hindernissen eines tropischen Urwaldes gehören. Allen aber fehlt noch das charakteristische Merkmal der eigentlichen Ranker: die Reizbarkeit gegen Berührung, welche zu einem nachträglichen Dicken-Wachstum als Reaktion auf die Berührung führt. Diese findet sich jedoch neben der Hakenform bei zahllosen Lianen des tropischen Waldes vor. Kleine Achselsprosse, die es nicht oder nur selten zur Anleguug winziger Blätter bringen, krümmen sich zu scharfer Hakenform rückwärts, so bei Uncariaarten, Artabotrys und vielen anderen Anonaceen und Rubiaceen und in besonderer Vollkommenheit bei Ancistrocladus, wo an kleinen, blattlosen, flagellenartigen Ästen 4—6 und mehr solcher Haken aufeinander folgen; bei kletternden Strychnosarten sind ähnliche Ästchen meist gabelartig nach zwei Seiten auseinanderspreizend vorhanden, bei Bauhinia und anderen Leguminosen spiralig eingerollte Uhrfederranken usw. Alle diese Organe, die überall ausgestellten Fallen gleichen, suchen Stützen beliebiger Art zu umfassen und haben alsdann die Fähigkeit sich auf diesen Berührungsreiz hin mächtig zu verdicken und eine sichere Befestigung für die dem Lichte entgegenstrebende Pflanze zu bilden.

Wesentlich anders verhalten sich Kräuter und Stauden. Krautartige Pflanzen haben zum grossen Teil eine eng begrenzte Lebenszeit; sie entwickeln sich aus dem Samen, vegetieren und schliessen ihr Leben in derselben oder der nächsten Vegetationsperiode mit der Samenproduktion ab. Der Unterschied zwischen ein- und zweijährigen Gewächsen ist demnach kein scharfer; kommen normale zweijährige Pflanzen, wie die Zuckerrübe es ist, vermöge besonderer Umstände bereits im ersten Jahre zur Samenproduktion, so läuft die Lebensdauer schon im ersten Jahre ab. Einjährige im Hochsommer oder Herbste keimende Samen überdauern den Winter und beenden ihre Lebenszeit mit Fruchtentwickelung bereits im Frühjahre, wie Cochlearia officinalis. In regenarmen Wüsten hängt die Entwickelung eines überraschend schnell keimenden und den ganzen Lebenscyclus in wenigen Wochen (16) vollendenden, annuellen, oder besser „Regen-Flores" lediglich vom Eintritt ausgiebigen Regens ab; sofern nicht allzu niedrige Temperatur ein Hindernis bildet; in 1—2 Monaten ist die Wüste wieder kahl wie vordem.

Perennierende krautartige Pflanzen werden meist als Stauden bezeichnet. Man unterscheidet bei ihnen nach *Areschoug* (17) verschiedene Typen, die nur darin übereinstimmen, dass sie länger als zwei Jahre leben und mehr als einmal zur Blüte kommen. Die Ruheperiode überdauern sie entweder durch „Rasenstämme", deren Sprossachsen über der Erde bleiben und dort ihre für das weitere Leben tätigen Erneuerungssprosse treiben. Hierher gehören Saxifraga, Sempervivum und Sedum, Draba und viele Caryophyllaceen. Eine zweite öcologische Gruppe bildet vor Abschluss ihrer Vegetationsperiode Brutknospen oder -knollen, die meist unter der Erde verbleiben, bis zum Beginn der nächsten Vegetationsperiode. Man spricht hier von „geophilen" Gewächsen. Solche Pflanzen sind Adoxa moschatellina, Circaea lutetiana und andere Arten, Trientalis europaea und mit oberirdisch verbleibenden Knospen: Epilobiumarten. Auch die Knollen entwickelnden Orchideen, Ficaria, Ranunculus bulbosus usw. würden hierher gehören. Als dritte Kategorie unterscheidet *Areschoug* „Stengelbasisperennen", deren in der Erde befindliche Hauptachse erhalten bleibt und die für das nächste Jahr zur Entwickelung gelangenden Knospen bringt. Althaea officinalis, Paeoniaarten, Dictamnus Fraxinella, Orobus niger und andere rechnen zu diesen „Stammbasisperennen", deren Stengel in jedem Jahre kräftiger wird und mehr und mehr Jahrestriebe entwickeln kann. Daran schliessen als weiterer Typus die Rosettenpflanzen, wie Taraxacum officinalis, Plantagoarten, Primula, Armeria vulgaris usw., deren Hauptachse als tief in die Erde reichendes persistierendes Organ erhalten bleibt und stets neue Blätter in gipfelständiger Rosette entwickelt. Endlich die letzte Gruppe sind die mit Rhizomen ausdauernden Pflanzen. Bei diesen sind die ausdauernden Sprosse vollkommen in der Erde verborgen; sie sind meist nur mit Schuppenblättern besetzt und entwickeln entweder ihren Hauptspross zu assimilierenden, über den Boden vortretenden Achsen, die nach der Blüte und Samenbildung absterben, worauf ein Seitenspross die Wachstumsrichtung des Hauptsprosses aufnimmt. Es entstehen dann lauter sich aneinander setzende Sprossglieder, die ihrer Abstammung nach aus früheren Hauptsprossen und deren successiven Seitensprossen bestehen; solche Sympodien liegen z. B. bei Iris florentina vor, und bei Acorus Calamus. Oder die Hauptachse bleibt dauernd unterirdisch und nur ihre Seitensprosse treten als blatt- und blütentragende Sprosse über die Erdoberfläche, wie bei Paris quadrifolia; die unterirdische Achse ist dann ein Monopodium. Schwillt nun ein solches Rhizom, ohne erheblich in die Länge zu wachsen durch Speicherung von Reservestoffen stark an, so heisst es Knolle, bleibt die Achse aber kurz und umhüllt sich mit fleischigen, Nährstoffe speichernden Niederblättern, so wird sie zur Zwiebel; Kartoffelknolle und Hyazinthenzwiebel sind bekannte Beispiele. In allen Fällen muss aber der nächstjährige Spross die über dem Rhizom lagernde Erdschicht durchbrechen, um ans Licht zu kommen. Und man findet hier teils dieselben Mittel, die bereits bei dem Durchbrechen der Keimlinge zu erkennen waren, teils treten Modifikationen davon in Erscheinung. Bei Dikotylen wird also häufig die Nutation des Sprossgipfels sich finden, so dass der Stammscheitel mit neuen Blatt- resp. Blütenanlagen erst hinter dem als Wegbahner dienenden gekrümmten Stiele aus dem Boden gezogen wird (Fig. 29a, S. 277, Eranthis hiemalis.), oder dass bei Podophyllum das Schildblatt am Stiel allseitig abwärts umgeklappt ist, und der Stiel selbst den ersten Stoss der entgegenstehenden

Erde auszuhalten hat. In noch anderen Fällen dienen kleine harte Schuppenblätter, die den gerade emporwachsenden Stamm dicht umschliessen, als Schutzorgane, so bei Scopolia orientalis usw. Bei den Monokotylen ist es wiederum die Blattscheide, welche die jungen Sprosse umhüllt, oder die knorpelige Spitze der Blätter stellt selber das Durchbruchsorgan. Man kann z. B. bei Tulipa silvestris leicht feststellen, dass die knorpelig harte und dickwandige Blattspitze einen kreisrunden Querschnitt hat, erst weiter gegen die Basis hin wird das Blatt flach, wie es seiner Natur entspricht.

Öcologisch unterscheiden sich diese „geophilen" Pflanzen, die ihre ganzen Sprosse unterirdisch entwickeln, insofern nicht unerheblich von den sonstigen Gewächsen, als ihre Periodizität eine abweichende ist. Die Sprosse treten unterirdisch bereits im Herbste aus ihren Knospenschuppen heraus und überwintern demnach in nacktem Zustande. Nur die niedrige Temperatur hält ihre Weiterentwickelung zurück und daher ist es bei sehr mildem Herbst und Vorwinter-Wetter wohl zu beobachten, dass diese Pflanzen bereits dann hervorwachsen oder doch sich weiter zu entwickeln beginnen. Fixiert ist solche Vorentwickelung z. B. bei der Herbstzeitlosen, Colchicum autumnale, die ihre Blüten bereits im Hochsommer oder Herbste bringt, den zugehörigen Spross mit Blättern aber erst im nächsten Jahre. — Die eigentliche Heimat von Rhizompflanzen, speziell von Zwiebel- und Knollengewächsen sind die warmtemperierten Gebiete, wie das Mediterran-Gebiet, wo der Schutz der Erde, in die sie sich zurückziehen, weniger der Kälte als der Trockenheit des Sommers gilt, der hier die Ruheperiode umfasst. —

Blickt man jetzt auf die typischen Hygrophyten zurück, so zeigen diese vielfach nur mit denjenigen Pflanzen Ähnlichkeit, die trotz niedriger Temperatur ihr Wachstum fortsetzen und nach Aufhören des Frostes es wieder von neuem beginnen. Sehr viele tropische Bäume bilden keine Ruheknospen, die von Knospenschuppen umgeben sind, um nach einiger Zeit wieder zu treiben, so die Rhizophoren, die Ficus u. a. Dass trotzdem eine Periodizität, z. B. in der Produktion von Blüten besteht, beruht eben auf inneren Ursachen. Auch tropische Bäume erneuern ihr Laub häufiger, aber zu ganz unbestimmter Zeit, das eine Individuum jetzt, das andere in 3 Monaten, ja dasselbe kommt an verschiedenen Zweigen des gleichen Baumes vor. Und die Zeit des blattlosen Zustandes ist häufig sehr kurz; so sah ich in Buitenzorg einen Terminaliabaum, an dem ich täglich vorüberging, eines Tages völlig kahl, aber nach 8 Tagen ca. war er wieder grün wie vorhin. Und *Schimper* (18) berichtet von einem mächtigen Urostigma glabellum-Baum, der am 10. Dezember seine gesamte riesige Laubmasse grün abfallen liess, am 20. Dezember aber wieder mit neuen grünen Blättern versehen war.

Diejenigen Bäume, von deren Laubausschüttung gesprochen war, besitzen vielfach keine normalen Knospenschuppen, die die Knospe wirklich dicht einhüllen und vor zu starker Verdunstung beschützen könnten, sondern sie haben wie z. B. Theophrasta pinnata (19) nur stark verkleinerte Ausgaben ihrer gefiederten Blätter, die keinen guten Abschluss zu bieten vermögen, da sie gerade aufwärts abstehen, ohne sich zu decken. Und wo, wie bei Brownea excelsa richtige, einander deckende Knospenschuppen gebildet werden, findet man sie öfter am Ende eines gerade neu „ausgeschütteten" jungen Sprosses bereits wieder auseinandergeschoben, um sogleich eine neue „Ausschüttung" auf die eben

durchgemachte folgen zu lassen. Vergleicht man jetzt, mit den Eigenarten tropophiler Bäume vertraut, noch einmal die Gesamtheit der Belaubung tropischer Hygrophytenbäume, so ist eine viel geringere Zahl grosser, fester Blätter, die minder genau gegen den Lichteinfall orientiert sind, bei der andauernden Vegetationsmöglichkeit und stets gleichmässig starker Lichtintensität aber für den Bedarf ausreichen, charakteristisch. Diese weit mehr Licht nach unten hin durchlassende Art der Belaubung wird als wichtiger Faktor für die Unterschiede hygrophiler Tropenwälder und tropophiler Waldungen unserer Klimate noch wieder zu erwähnen sein.

Die Baumgestalt selbst ist in Bezug auf ihre Verzweigung, man möchte sagen, grosszügiger gebaut, als bei tropophilen Bäumen. Es ist auffallend, wie bei schnellwüchsigen hygrophilen Tropenbäumen, z. B. Schizolobium excelsum, der Hauptstamm mit nur wenigen sich bald ebenfalls stark entwickelnden Seitenästen in die Höhe strebt, ohne vielleicht auch nur einen Seitenzweig zu bringen, der nicht für die ganze Lebenszeit des Baumes erhalten bleibt, während unsere spärlicher wachsenden, tropophilen Bäume eine enorme Zahl von kleineren Ästen jahraus, jahrein entwickeln, die sie bei ihrer späteren sogenannten „Reinigung“ wieder abwerfen, weil sie im Schatten jüngerer, weiter ausladender Äste entstanden, nur für kurze Zeit lebensfähig zu bleiben vermögen. Die reiche Natur der feuchten Tropen kann eben in mancher Beziehung grosszügiger und doch sparsamer wirtschaften als unsere Bäume es zu tun imstande sind. — Schliesslich noch ein paar Worte über den Stamm selbst. Die Bekleidung der Stämme entbehrt meist der dicken Borkenschichten, die die unserigen einhüllen; hell und glatt sieht die Rinde aus, auch bei älteren Exemplaren der Rasamalabäume und anderen. Jahresringe fehlen häufig, da die im ganzen Jahreslaufe gleichmässigen Wachstumsbedingungen die Unterschiede in der Holzproduktion und im Bau des Holzes, welche die Ursache für das Bemerkbarwerden der Ringe bilden, völlig verwischen und ausgleichen. —

Sonstige hygrophile Eigenschaften hatten besonders die Wasserpflanzen gezeigt, Streckung der Internodien, schwache Ausbildung von Wurzeln und Wasserleitungsbahnen, kein Verdunstungsschutz; alle diese Verhältnisse lassen sich natürlich nicht ohne weiteres auf hygrophile Landpflanzen übertragen; die Zusammenstellung soll nur zeigen, nach welcher Richtung die extrem hygrophile Entwickelung weiter gehen würde. Dagegen besitzen unsere einheimischen Wasserpflanzen, und zwar gerade die schwimmenden, ganz oder fast ganz wurzellosen, ausgeprägte Winterknospen, sogenannte H i b e r n a k e l n, so Utricularia, Hydrocharis, Elodea. Freilich sind diese Organe nicht auf Widerstand gegen Trockenheit eingerichtet, sie bestehen aus dem Vegetationspunkt, der von zahlreichen, klein gebliebenen Blattanlagen umschlossen bleibt, und als kugeliges oder ellipsoides Gebilde auf den Grund der Teiche sinkt, von wo im Frühjahr ein Wiederaufsteigen konstatiert werden kann.

An Hygrophyten und Tropophyten sind jetzt noch die X e r o p h y t e n oder die die T r o c k e n h e i t l i e b e n d e n G e w ä c h s e anzuschliessen. Geht man von den bereits besprochenen Verhältnissen aus, so zeigten die Wintergestalten der Tropophyten ein xerophiles Gewand und aus seiner Gestaltung schliesst man mit Recht, dass Verminderung resp. Verlust der die Transpiration befördernden Organe, also der Blätter, eines der wesentlichen Merkmale der Xero-

phyten sein müsse. Da nun diese Hauptorgane der Transpiration gleichzeitig die wesentlichen Ernährungsorgane autotropher Gewächse darstellen, so steht als Hauptaufgabe für die Lebensöcologie der Xerophyten von vornherein die Frage fest: Wie sind unter den betreffenden Lebensbedingungen die einander widerstreitenden Interessen sparsamer Wasserausgabe und ausgiebiger Assimilation zu vereinigen? —

Mit dem Vorschieben dieses Gesichtspunktes der Wasserökonomie bei möglichst grosser Assimilationsleistung erkennt man, dass bereits einige der tropophilen Gewächse in der Senkrechtstellung ihrer Spreite, in den Variationsbewegungen der Leguminosen- etc. -blätter verschiedene Lösungen desselben Problemes gaben, wie sie für ihre speziellen Verhältnisse geeignet sein mochten. Die Mannigfaltigkeit der im Pflanzenreiche sich findenden Schutzmittel gegen Wasserverlust ist nun eine unendliche. Unter Berücksichtigung einer trotzdem möglichst günstigen Assimilationsleistung daneben soll versucht werden, eine Stufenleiter der häufigeren Vorkommnisse zu bilden.

Die Verringerung der Blattgrösse wird wohl stets der erste Schritt bei Auftreten xerophiler Struktur sein. Daneben ist dann dichte Zusammendrängung der Blätter durch rosettigen Wuchs zahlreicher Individuen (Raoulia, Haastia u. a.), ein besserer Schutz der Epidermis durch dickere Cuticularschichten, durch mehr oder minder dichte Behaarung und Einsenkung der Transpirationsorgane in die Blattoberfläche zu finden. Haarkleid und Spaltöffnungsvertiefung gewähren der ganzen Blattfläche, oder doch den Wasserdampf abgebenden Organen einen relativ ruhigen, mit Wasserdampf gesättigten Luftraum, der auch bei trocknen Winden länger erhalten bleiben und so einigen Schutz bieten kann, was noch vollständiger natürlich durch Versenkung der ganzen Spaltöffnungsapparate in tiefe Grübchen mit schmalem Ausgange geschehen dürfte, wie es z. B. bei Nerium Oleander vorkommt. Sehr auffällig pflegt neben der Minderung der äusseren auch die Reduktion der inneren transpirierenden Oberflächen zu sein; die weiten Intercellularräume hygrophiler Blätter verschwinden, und das Gewebe wird kleinzelliger, vielfach auch dickwandiger bis zur Bildung von sklerenchymatischen Elementen. Daneben treten häufig wasserführende Zellen als verstärkte Epidermis auf, welche eine raschere Erwärmung durch direkte Sonnenstrahlen verhindern, wie bei Rosmarinus, Nerium, Ficus u. a., ohne ein Fleichigwerden zu verursachen.

Die Blätter biegen sich mit ihrer Wasser abgebenden Unterseite am Rande um, wie Andromeda polifolia, Empetrum nigrum, Dryas, Rosmarinus u. a. oder rollen sich völlig zusammen, so dass ein im Querschnitt kreisrundes Organ entsteht, wie es die Blätter zahlreicher Gräser mit ihrem Einrollungsmechanismus am vollständigsten vermögen, z. B. Aristida ciliata (20), Sporobolus spicatus, Cynodon Dactylon, Macrochloa tenacissima (21), Festuca glauca, Psamma arenaria, Triticum junceum. Die Reduktion der transpirierenden und assimilierenden Oberflächen geht aber noch weiter. Viele Pflanzen verlieren im Laufe der Vegetationsperiode früher oder später ihre Blätter, und die Achse allein muss die Assimilation fortsetzen; derartige grüne, ihre Blätter abwerfende Sprosse finden sich bei unserem Sarothamnus scoparius, bei Genista sagittalis, die beide ihren Ästen schmale Flügel grünen Gewebes mit auf den Weg geben,



Fig. 25.
Stammsucculenten: Pilocereus (rechts), Cereus polylophus (Mitte), Opuntia (links), dahinter Acacia sphaerocephala. Sta. Maria, Staat Veracruz.



Fig. 26.
Blattsucculenten: Agave mexicana (Mitte), A. ferox; Echinocactus robustus im Vordergrunde, hinten Yucca aloifolia. San Geronimo bei Tehuacan.

sie finden sich aber auch bei Colletia spinosa und C. cruciata, die nur an den ganz jungen Sprossen Blätter entwickeln, nachher ihre harten, stechenden Achsen kahl dastehen lassen. Auf ihre Blattstiele werden die Blätter der neuholländischen Akazien beschränkt, diese Phyllodien genannten Gebilde verbreitern sich mehr oder minder, jedoch lediglich in der Vertikalebene. An Stelle völlig verkümmerter, zu häutigen Schuppen reduzierter Blättchen entwickeln die Asparagus- (22) und Ruscusarten, Phyllanthus und andere Pflanzen der Assimilation dienende Flachsprosse begrenzten Wachstumes, Phyllocladien (23) genannt und endlich unterbleibt die Blattbildung vollständig wie bei Spartium junceum, Ephedra, Casuarina, Equisetum, Psilotum u. a., deren morphologisch leicht nachweisbare Blätter öcologisch nicht mehr als solche in Betracht kommen; ihre stielrunden Achsen sind gleichzeitig Assimilationsorgane und bei Carmichaelia und Mühlenbeckia sind diese Achsen abgeflacht und normal blattlos, — wenn auch bei besonderen Kulturmethoden ihre Blattanlagen sich zu Laubblättern entwickeln können —, es sind sogenannte Cladodien, die schon in der verbreiterten, bandförmigen Achse ihre Aufgabe als Assimilationsorgan zu dienen, deutlich erkennen lassen, während sie gleichzeitig als fortwachsende Sprosse fungieren.

Eine zweite Möglichkeit, der Trockenheit des Klimas resp. der Wasserarmut und sonstigen Ungunst des Bodens zu widerstehen, ist in der Succulenz der Pflanzen gegeben. Solche Succulenten speichern eine Menge von Wasser als Schleim in ihrem Körper auf, der als Wasserreservoir für alle an die Pflanze herantretenden Anforderungen dient und durch mächtige Cuticula und hermetisch schliessende Spaltöffnungen vor der Verdunstung geschützt ist. Derartige Succulenten sind bereits bei uns in den Sedumarten, in Sempervivum (cf. Fig. 27, S. 255) und einzelnen Saxifragaformen vorhanden. Die afrikanischen Mesembryanthemum und Aloëarten, die mächtigen Agaven (Fig. 26) der amerikanischen Tropen, die Hoya-, und Dischidiaarten Asiens stellen weitere bekannte Beispiele.

Vereinigt sich nun mit der Succulenz auch noch die Oberflächenverkleinerung, so machen die Succulenten dieselben Wandlungen, und Oberflächenreduktionen durch, die eben an zahlreichen Beispielen vorgeführt wurden. An Stelle der Blattsucculenten treten zunächst noch mit hinfälligen Blättern versehene Stammsucculenten auf wie Kleinia in verschiedenen Arten, einige succulente Euphorbien, Opuntien etc.; schliesslich aber übernimmt bei den best ausgeprägten Stammsucculenten der Stamm allein die Rolle des Assimilationsorganes und man findet die extremsten Xerophyten in den aller assimilierenden Blätter entbehrenden Formen der Euphorbien, Asclepiadaceen und Cacteen (Fig. 25). Die Formverschiedenheiten dieser Gewächse, etwa einer Mamillaria und Trichocaulon oder Euphorbia, Cereus und Stapelia scheinen zunächst geringfügig, überall ist der grüne, vielfach an den Stellen der ganz verkümmerten Blätter mit Stacheln oder Stachelbüscheln oft von mächtiger Grösse, besetzte Stamm als cylindrisches, seltener kugelförmiges Organ ausgebildet. Doch finden sich auf der Oberfläche seichte oder tiefere Rinnen zwischen denen die Rippen emporstehen, oder die Stachelbüschel sind auf kissenartige Erhöhungen, die Mamillen, aufgesetzt; in einzelnen Fällen sind die Stämme mehr abgeflacht oder scharf dreikantig mit tiefen Furchen zwischen den flügelartig vorspringenden

Kanten usw. Diese Oberflächenvergrösserung gegenüber der einfachen Cylinderform hat *Goebel* (24) als eine der Assimilationsarbeit des Sprosses dienende und diese Arbeitsleistung vergrössernde Ausgestaltung angesprochen. Es ist eben der Ausgleich zwischen den beiden einander widerstreitenden Bedürfnissen der Succulenten, der Wasserersparnis und Transpirationsminderung einerseits, einer ausgiebigen Assimilationsarbeit andererseits von fast jeder Art in anderer Weise gelöst; immerhin muss hinzugefügt werden, dass das Wachstum und die Grössenzunahme all dieser massigen Succulenten ganz ausserordentlich viel langsamer von statten geht, als etwa bei unseren tropophilen Gewächsen.

Dass eine dritte Möglichkeit extremer Wasserarmut des Bodens zu begegnen den Pflanzen in einer ausserordentlichen Steigerung ihres osmotischen Druckes zu Gebote steht, ist bei Besprechung der Leistungen des Wurzelsystemes bereits erwähnt worden. Es sei hier eingefügt, dass nach den Angaben von *Fitting* (25) offenbar auch zweierlei öcologisch verschiedene Succulententypen vorkommen, solche deren Stamm oder Blätter lediglich als Wasserspeicher fungieren und mit den extremen Schutzmitteln gegen Verdunstung ausgerüstet sind, und andere, wie Salicornia, Suaeda etc., die solcher Schutzmittel entbehren, aber dafür die Fähigkeit besitzen, sehr hohe osmotische Druckkräfte zu entwickeln, wozu jene ersteren nicht im Stande sind.

Bei dieser kurzen Schilderung bereits musste verschiedentlich auf den stechenden, dornigen Charakter der Xerophytenvegetation hingewiesen werden. So sind die blattlosen Sprosse von Spartium junceum, von Colletia spinosa scharf bewehrte Organe, ebenso werden die vielfach unterdrückten resp. nach Produktion von wenigen kleinen Blättern kahlbleibenden Kurztriebe zahlreicher Pflanzen, wie Ononis spinosa, Crataegus oxyacantha, Gleditschia triacanthos zu scharfen Waffen. Die erhalten bleibenden Blattspindeln der Traganthsträucher Kleinasiens und des Mittelmeergebietes, die Phyllodien zahlreicher Akaziaarten Australiens sind zu spitzen Stacheln geworden. Alle diese Waffen richten sich gegen das Abgefressenwerden von seiten pflanzenfressender Tiere. Denn je geringer die zu Gebote stehende Wassermenge ist, um so schwerer wiegt der Verlust des relativ wasserreichen Laubes, dessen Ersatz eventuell durch Wassermangel vereitelt wird. Je grösser also die Trockenheit ist, der die Xerophilie begegnen soll, um so schärfer werden die Waffen ausgebildet. Und so sieht man die lebenden Wasserreservoiren gleichenden, mächtigen Cacteen oft auf das stärkste bewehrt. Manches von Durst geplagte Maultier hat den Versuch durch Abschlagen der Stacheln Zugang zu diesen Wasserbehältern zu erlangen, mit furchtbaren Wunden an den Hufen und Beinen büssen müssen, die schliesslich stets zum Eingehen des Tieres führen [cf. Schutzwaffen als Wurzelausbildungen (S 214), an Schwimmblättern (S. 225)].

Dieselbe Bedeutung des Schutzes gegen Tierfrass dürften die besonders von *Marloth* (26) dargelegten merkwürdigen Schutzfärbungen xerophiler Mesembryanthemum- und Crassulaarten besitzen, die dem umgebenden Gestein derart gleichen, dass besondere Übung dazu gehört, die Pflanzen von ihrem Substrate und Umgebung zu unterscheiden. Eine wirkliche „Mimicry", die bisher nur bei Tieren bekannt war, ist damit auch für xerophile Pflanzen sichergestellt worden, wie die vorzüglichen Abbildungen *Marloth's* hinreichend zeigen.

Zum näheren Verständnis der xerophilen Gewächse wird es beitragen, ausser den bisher skizzierten habituellen und öcologischen Eigentümlichkeiten auch diejenigen ihrer Standorte aufzuführen. Dabei zeigt es sich, dass ihre „Trockenheit“ durchaus nicht durchweg den landläufigen Begriffen entspricht; für die Pflanzen handelt es sich nicht um physikalische, sondern physiologische Trockenheit, zwei durchaus nicht identische Begriffe.

Die Xerophilie bedingenden Faktoren können entweder derart sein, dass sie die Wasseraufnahme erschweren, oder aber die Wasserabgabe vergrössern. Die Wasseraufnahme ist natürlich in klimatisch regenarmen oder gar regenlosen Gebieten erschwert, da nicht immer und jedenfalls nicht allen Gewächsen in der Tiefe etwa noch vorhandenes Grundwasser zur Verfügung steht. Die Aufnahme kann aber auch durch zu geringe Bodentemperatur gehemmt oder unmöglich gemacht werden, wie auf hohen Gebirgen, oder in höheren Breitengraden, da die Wurzeln bei niedriger Temperatur nicht arbeiten. Ob konzentriertere Salzlösungen, wie sie den am Meeresstrande, in den Salzsteppen Asiens und an den Solfataren vulkanischer Gebiete vorkommenden Gewächsen geboten werden, oder wie sie in unseren an Huminsubstanzen überreichen Moorgegenden sich finden, Faktoren sind, die die Wasseraufnahme diesen häufig direkt im Wasser wachsenden Pflanzen erschweren, wird neuerdings zwar bezweifelt (cf. *Fitting* l. c.), da viele dieser Gewächse im Stande sind, durch Steigerung ihrer osmotischen Saugkräfte hinreichend Wasser zu erhalten; das xerophile Aussehen der genannten Pflanzengesellschaften müsste dann auf andere Weise erklärt werden, was aber bisher nicht gelungen ist. Endlich ist allen auf die Lebensweise der Epiphyten (vergl. S. 315) angewiesenen Gewächsen, denen nur die auf der Baumrinde vorkommende Nahrung zu Gebote steht, eine sparsame Wasserökonomie unumgänglich notwendig.

Die eine Wasserabgabe beschleunigenden Faktoren sind vor allem direkte Besonnung, die durch ihre Erwärmung wie ihre Lichtmenge wirksam wird, hohe Temperatur und Trockenheit der Luft, heftige Winde, Luftverdünnung, wie sie in hohen Gebirgen sich einstellt. Aus dieser Gegenüberstellung ist leicht zu ersehen, dass Faktoren beiderlei Art vielfach zusammenfallen und dadurch einen die xerophilen Merkmale und Anpassungen cumulierenden Einfluss ausüben müssen.

So sind Pflanzen alpiner Höhen vielfach gleichzeitig der niedrigen Bodentemperatur, Luftverdünnung, intensiver Besonnung und heftigen Winden ausgesetzt; der xerophile Habitus, wie er sich in niedrigem Wuchs, intensiver Behaarung, weisser, die Sonnenstrahlen abwehrender Farbe ausdrückt, verleiht allen Hochgebirgen habituell ähnliche Pflanzen; dem Edelweiss unserer Hochalpen entprechen auf den hohen Vulkangipfeln Javas die weisswolligen Anaphalisbüsche und die andinen Höhen Südamerikas tragen ebenfalls weisse Wollpflanzen. Der niedrige Wuchs kommt in den zahllosen Rosettenpflanzen der Saxifraga, Sempervivum (vergl. Fig. 27, S. 255), Androsace-, Primula-Arten unserer Hochalpen nicht minder wie in den Azorellapolstern der Andenhöhe oder den niedergedrückten Pflänzchen der Gentiana quadrifida des Widodaren auf Java zum Ausdruck und es ist nicht bedeutungslos, dass je höher die trockenen mexikanischen Hochflächen ansteigen, um somehr die kleinen Mamillarien dem Boden angeschmiegt bleiben und einen Schirm von schneeweissen Stacheln über sich ausbreiten.

Aus den Darstellungen der Ernährungsverhältnisse bei Hygrophyten, Tropophyten und Xerophyten wird ja die Akkommodationsfähigkeit der Pflanzenwelt an die verschiedensten Wasserverhältnisse ebensowohl hervorgehen, wie der ungemeine Einfluss, den gerade dieser Faktor auf die Lebenshaltung und die ganze Formausgestaltung der Gewächse ausübt. Die Menge des den Pflanzen zugestrahlten und für sie nutzbaren Lichtes als anderer wichtiger Ernährungsfaktor wird nun im höchsten Grade von der umgebenden Pflanzenwelt selbst mitbestimmt, kann also erst bei Besprechung des Zusammenlebens der Pflanzen in den verschiedenen Formationen eingehendere Würdigung finden.

In dieser öcologischen Übersicht mit Beziehung auf die Wasserökonomie sind bisher spezieller berücksichtigt nur die dem oberflächlichen Blick zuerst sich darbietenden Pflanzen, die alle der Klasse der Angiospermen angehören. So wird sich notwendigerweise schon für die spätere Darstellung der Fortpflanzung eine Vervollständigung der Übersicht über die Vegetationsverhältnisse anderer autotropher Pflanzen anreihen müssen, die aus Gründen der Einfachheit klassenweise geordnet sein mag, wobei nur die im Kapitel I behandelten „Einzeller" übergangen bleiben. Auch hier mag die Wasserökonomie den Ausgangspunkt bilden, und da entsteht die Frage: Wie verhalten sich zunächst die Gymnospermen in dieser Hinsicht?

Die Cycadeen stellen einen auf den Aussterbeetat gesetzten kleinen Überrest früherer umfangreicher Bestände dar, und ihre Vertreter sind ausschliesslich den wärmer temperierten Ländern vorbehalten geblieben, wo sie, bis auf die mehr hygrophile Gattung Cycas, vielfach direkt als Xerophyten leben. Ihre dicklederigen, glänzenden Blätter, der von den Narben der abgestorbenen Blätter bedeckte dicke Stamm erreicht nur in wenigen Fällen ansehnlichere Höhe. Ihre langen Wedel erscheinen meist in bestimmten Perioden in Mehrzahl zugleich, worauf die Terminalknospe durch kleine Niederblätter abgeschlossen wird.

Auch die übrigen Gymnospermen sind der Form und Grösse ihrer nadelförmigen Blätter nach fast durchweg auf Wasserersparnis hinweisende Typen; auszunehmen davon sind nur die flache Blätter besitzende japanische Gattung Ginkgo, die beblätterten Vertreter der in tropischen Bergwaldungen heimischen Gattungen Podocarpus und Agathis und die hygrophile Gattung Gnetum. Freilich lässt die Grösse und Länge der Coniferen-Nadelblätter alle Abstufungen mässiger Xerophilie erkennen, doch bleibt der ganze Nadelbau immer xerophil gegenüber einem flachen Laubblatte.

Das geht besonders gut auch aus dem Vergleich der Transpirationsverluste von Laub- und Nadelhölzern hervor, die hier nur in einigen Zahlen nach den Von *Höhnel*'schen Versuchen (27) während dreier Vegetationsperioden für einheimische Bäume angegeben sein mögen:

Pro 100 g Blattsubstanz war der durchschnittliche Wasserverbrauch in den drei Vegetationsperioden:

Esche	85,614 kg
Rotbuche	74,858 „
Ulme	66,170 „
Eiche	54,572 „

Fichte	13,501 kg
Kiefer	9,426 „
Tanne	7,178 „
Schwarzkiefer	6,734 „

Demgegenüber stellt die Pflanzenklasse der Gefässkryptogamen oder Pteridophyten fast durchweg hygrophile Vertreter von den direkt im Wasser lebenden Isoëtes, Salvinia, Azolla, Marsilia und Pilularia durch alle Abstufungen bis zu den wenig zahlreichen xerophilen Formen wie Selaginella leptophylla, mit Verwandten, den Farnen Gymnogramme, Notochlaena, Pellaea und anderen an bestimmte Örtlichkeiten gebundenen Formen, wie unsere Ceterach, Asplenium ruta muraria und A. septentrionale, die trotzdem nur in feuchterem Klima ihr Fortkommen an den von ihnen bewohnten kahlen Felswänden und Mauern finden.

Im übrigen stellen Farnbäume und Kletterfarne — Alsophila, Cyathea u. a. einerseits, Gleichenia und Lygodium andererseits, — im Verein mit den kolossalen Marattiaceen, wie Angiopteris evecta, einen grossen Teil des Unterholzes in hygrophilen Wäldern wärmerer Klimate. Epiphytische und bodenbewohnende Farne von dem mächtigen Asplenium Nidus oder Platyceriumarten, Polypodium Heracleum oder P. quercifolium, den in ihrem Blattkessel oder hinter besonderen Nischenblättern (28) Humus sammelnden Formen, bis zu den zierlichen Niphobolus, Davallia und Hymenophyllaceen tropischer Waldungen sind an Feuchtigkeit in mehr oder minder hohem Grade gebunden, ebenso wie unsere einheimischen Osmunda regalis, Aspidium filix mas und Struthiopteris germanica und die kleineren Asplenium Trichomanes, A. viride und das an den Südhängen der Alpen überall in feuchten Grotten auftretende Adiantum capillus Veneris.

Die zierlichen Selaginella helvetica- (und S. spinulosa-) Pflänzchen decken bei uns so den Boden an feuchteren Böschungen und Steinmauern, wie ihre grösseren Verwandten die typische Bodenvegetation tropischer und subtropischer, regenreicher Waldungen darstellen. Bei der auffallenden Benetzbarkeit ihrer kleinblättrigen Sprosse und der eigenartigen Structur ihrer Wurzelträger, die mehr Stützen als typischen Wurzeln gleichen, ist es einleuchtend, dass hier die Blätter und zwar mit ihrer Ligula, als wichtige Wasserabsorptionsorgane wirksam sind (29).

Ihre nächst verwandten Lycopodiumformen sind bei uns freilich mehr am Waldboden, auf Wiesen oder hochgelegenen Halden der Mittelgebirge heimisch, sie besitzen aber einen überraschenden Reichtum typisch hygrophiler Arten (z. B. L. Hippuris, Phlegmaria, Nummularifolium aus Java), die ausserordentlich zierlich gestaltete, lange Behänge an den Baumästen der feuchtesten Stellen tropischer Waldungen bilden, wo sie neben den eigenartigen Psilotumformen (P. triquetrum und flaccidum), sich finden, die trotz ihres blattlos-xerophilen Aussehens als Epiphyten (vergl. S. 317) an die grösste Feuchtigkeit gebunden sind. Etwas ähnliches gilt von den Schachtelhalmen, deren Tracht mit der äussersten Reduktion der Blätter auch den Gedanken an xerophile Formen nahelegen könnte, während sie bei uns sich doch stets direkt im Wasser (E. limosum) oder an den feuchtesten Stellen der Waldungen finden (von E. hiemale und E. arvense abgesehen). Nur dort trifft man die mit zierlichen quirlständigen

Assimilationssprossen versehenen vegetativen Halme von Equisetum silvaticum, die kräftigeren von E. Telmateja an.

Die Moose zerfallen in einen Teil mit vorzugsweise hygrophilen Vertretern, die Lebermoose (30) und in die, viele xerophile und Austrocknung ertragende Formen umfassenden Laubmoose. Thallöse Lebermoose wie Marchantia, Fegatella und andere leben an feuchten Wänden oder Bodenstellen, ihr fleischiger Thallus ist flach auf dem Substrat ausgebreitet und mit Rhizoiden befestigt. Er führt an seiner Oberseite flache, mit grossen Luftlöchern versehene Kämmerchen, in denen das chlorophyllhaltige Gewebe geborgen ist. Neben diesen hygrophilen Arten gibt es sowohl direkt im Wasser lebende, wie Riccia fluitans und die Riellaarten, wie auch an trockenere Orte gebundene Formen, wie Corsinia, Reboulia- und Plagiochasma (31). Grösserer Formenreichtum herrscht in der Abteilung der foliosen Lebermoose, zu denen die schöne Treubia insignis überleitet. Ausser den beiden orthotropen Gattungen Haplomitrium und Calobryum sind die Hepaticae durchweg dorsiventrale Formen, deren sehr mannigfaltige, auf das Festhalten von kleinen Wasservorräten in besonderen klappigen Organen, den Wassersäcken, hinweisende Ausgestaltungen durch *Goebel* (32) an zahlreichen Arten von Frullania, Colura, Physiotium etc. dargelegt worden sind.

Die Laubmoose sind im Gegensatze zu den Lebermoosen meist orthotrope Pflanzen, die als Knospen auf dem meist fadenförmigen, aus der keimenden Moosspore hervorgehenden Protonema, dem Vorkeim, entstehen. Die Torfmoose, wie die Gattung Fontinalis und Verwandte leben im Wasser, die übrigen Laubmoose sind Landpflanzen. Nur die höchst entwickelten Moose haben einen für die Leitung von Wasser geeigneten Centralcylinder im Stämmchen, so Polytrichum u. a., die Mehrzahl der Laubmoose besitzt dagegen eine kapillare Wasserleitung von Blatt zu Blatt, wobei die Imbibitionsfähigkeit der Membranen eine Rolle spielen dürfte. Bei Sphagnaceen, bei Leucobryum und einigen Pottiaceen ist eine äussere Wasserleitung durch leere Zellen mit durchlöcherten Wänden ermöglicht, die zwischen den schmalen chlorophyllhaltigen Zellen überall miteinander kommunizieren. Beim langsamen Eintrocknen rollen sich die Blättchen, z. B. von Polytrichum, zusammen und legen sich dem Stämmchen an; die lebenden Zellen der Sphagnaceen und von Leucobryum sind durch die sie umgebenden leeren Zellen geschützt und schliesslich ist das Protoplasma vieler Laubmoose gegen langdauerndes Eintrocknen widerstandsfähig; völlig eingetrocknete Pflanzen z. B. von Funaria hygrometrica leben nach Wiederbefeuchtung ruhig weiter. Offenbar sind die Laubmoose vielfach an abwechselnde Benetzung und darauffolgendes Austrocknen angepasst, da einige Arten wie Andraeca bei dauernder Feuchtigkeit zugrunde gehen.

Von autotrophen Pflanzen wären hier noch die Algen (33) anzuschliessen, die als Wasserpflanzen durchweg hygrophilen Charakter tragen. Die höchst entwickelten Grünalgen, die Characeen oder Armleuchtergewächse, nach ihrem streng innegehaltenen wirteligen Aufbau, sind grossenteils Brakwasserpflanzen oder leben in Süsswasserseen, Bächen etc. Sie sind im Boden festgewurzelt und gehen wohl nur selten in grössere Wassertiefen hinab. Ihre charakteristischen Vegetationsorgane und hoch entwickelten Sexualorgane, die später zu behandeln sind, sondern die Familie von allen andern Algen weit ab. Sonstige grüne

Algen gibt es in Süss- und Salzwasser Legion. Sie leben, von den Einzellern abgesehen, meist als am Grunde festgewurzelte Pflanzen von oft ansehnlichen Dimensionen, wie die Caulerpaceen, Codiaceen, Dasycladaceen, Chaetophoraceen, Oedogoniaceen. — Alle ernähren sich mit Hilfe ihrer grünen Chromatophoren durch Kohlensäureassimilation. Scheibenförmige Überzüge auf Wasserpflanzen sieht man von Coleochaetearten gebildet, und hier reiht sich auch eine Familie mit abweichender Lebensart an die „Luftalgen“ oder Chroolepidaceen (34), die teils aus dichten Fäden gebildete Polster darstellen oder Überzüge auf Baumrinden oder Steinen und stets eine mehr oder minder intensive Orange-Braunfärbung aufweisen. Es sind Angehörige der Gattung Trentepohlia, die ihren Chlorophyllgehalt durch „Hämatochrom“, einen in Tropfenform in den Zellen auftretenden Schutzkörper gegen zu starke Besonnung verdecken; wenigstens tritt das Hämatochrom bei feuchtgehaltenen Kulturen zurück, bei stark belichteten, trockneren aber erscheint es wieder. Diesem Körper verdanken die Algen ihre Existenzmöglichkeit an der Luft. Nahe verwandt sind die scheibenförmigen Blattbewohner aus den Gattungen Phycopeltis, Chroolepus und Cephaleuros, Formen, die in den feuchten Tropen ganz ausserordentlich häufig sind und vermöge ihres Hämatochroms sich als rotbraune Flecken auf sehr zahlreichen festgebauten und mehrjährigen Blättern bemerkbar machen. Von diesen hat sich bei uns nur Phycopeltis epiphyton, eine winzige Art auf den Nadeln von Abies pectinata an feuchten Stellen des Schwarzwaldes erhalten können. Von Interesse ist, dass die höchst entwickelten Vertreter der Gattung Cephaleuros zu einer parasitischen Lebensweise übergegangen sind; sie dringen in das Gewebe ihrer Wirtsblätter tief ein, und richten vielfach auf Kulturpflanzen erheblichen Schaden an (35).

Neben diesen grünen Algenformen sind nun, besonders im Meere, zahllose Brauntange und Rotalgen vorhanden, die ihren Chlorophyllgehalt einmal durch das braune Phycophaeïn, die andern durch Phycoerythrin verdecken. Die Frage nach der öcologischen Bedeutung dieser Farbenunterschiede ist alt. Betrachtet man nun die regionale Verteilung der Algen, so sind grüne Algen in den oberflächlichen Wasserschichten jedenfalls am reichlichsten vertreten, alle vorher genannten gehen kaum unter 10 m Wassertiefe hinab. Die Braunalgen wie unsere Fucusarten, Himanthalia, Ascophyllum, auch die Sphacelariaceen sind vielfach an tiefere Stellen des Meeres gebunden, obschon sie, besonders in den kleineren Vertretern, wie Ectocarpusarten, auch an der Oberfläche als Epiphyten etc. nicht fehlen, während andererseits die riesigen antarktischen Lessonia-, Macrocystis etc. -Arten, deren Sprosse etwa 200 m Länge erreichen, aus Tiefen von 15—70 m emporwachsen. Im allgemeinen aber sieht man zahlreiche Rotalgen wie Delesseria, Nitophyllum, Callithamnion und Lithophyllumarten die tiefsten Bodenstellen, die noch Licht erhalten, bevorzugen, wobei nicht unerwähnt bleiben darf, dass andere Rhodophyceen, wie Ceramium, Polysiphoniaarten etc., flacheres Wasser bewohnen und endlich, dass Gelidium crinale bei Neapel häufig an der Wasseroberfläche lebt.

Zieht man nun in Betracht, dass vom Wasser bei zunehmender Tiefe die verschiedenen Strahlengattungen des Tageslichtes vom schwächer brechbaren Ende anfangend nach und nach immer mehr ausgelöscht werden, so folgt aus der angegebenen regionalen Verteilung, dass die grünen Algen das kaum geminderte Tageslicht mit allen seinen Strahlen geniessen. Ihr Assimilationsmaximum liegt im

Rot und bei weiterer Untersuchung ergibt sich, dass den Braunalgen und Rotalgen ebenso gerade die komplementären Farben, in denen auch bei ihnen die maximale Assimilation stattfindet, hauptsächlich zu Gebote stehen, dass somit die verschiedene Algenfärbung dem herrschenden Licht vollkommen entspricht. Diese sehr einleuchtende Deutung, die hauptsächlich von *Engelmann* (36), [*Timiriazeff* (37) und *Stahl* (38)] vertreten wird, hat ja nun an den oben geschilderten Verteilungsverhältnissen keine absolute Stütze, und da ist vielleicht der Gedanke (*Oltmann*'s l. c.) zu beachten, „ob nicht etwa die Wasserfarbe einstmals bei der Entstehung der roten Formen eine Rolle gespielt habe". — Jedenfalls sind die roten Algen grossenteils Schattenformen und sie besitzen ausser jener Eigenschaft die grössere Tiefe zu bevorzugen, die Fähigkeit Haarsprosse in grosser Menge zu produzieren, die als Beschattungsmittel (39) von Wert sein dürften, wie auch andere Algen, z. B. Fucus bei zu heller Beleuchtung eine grosse Menge von Haarbüscheln hevorsprossen lassen. Das Verhalten der grünen Süsswasseralgen Chaetophora, Draparnaldia etc. ist in Bezug auf Haarbildungen völlig analog. —

Literatur.

1. *J. Wiesner*, Über ombrophile und ombrophobe Pflanzenorgane. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. W. Bd. 102. Math. Naturw. Klasse 1893.
2. *E. Stahl*, Über bunte Laubblätter. Ein Beitrag zur Pflanzenbiologie. II. Ann. de Buitenzorg. XIII. 137. 1896.
3. *E. Stahl*, Regenfall und Blattgestalt. Ann. de Buitenzorg. XII. 98. 1893. — *J. K. Jungner*, Anpassungen der Pflanzen an das Klima in den Gegenden der regnerischen Kamerungebirge. Bot. Centralbl. 47. 1891. 353.
4. *G. Haberlandt*, Über Wasser sezernierende und absorbierende Organe. I. u. II. Sitz.-Ber. d. K. K. Akad. Wien. Bd. 103, 1894 u. 104, 1895. — *Derselbe*, Experimentelle Hervorrufung eines neuen Organes bei Conocephalus ovatus. Festschrift *Schwendener*, 104.
5. *H. Schenck*. Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886. —*K. Giesenhagen*, Die Hymenophyllaceen. Flora 1890. 411 ff. — *K. Giesenhagen*, Über hygrophile Farne. Flora 1892. Ergbd. 157. — *A. Ernst*, Öcologie u. Morphologie von Polypodium pteropus. Ann. de Buitenzorg XXII. 103. 1908.
6. *N. Pringsheim*, Salvinia natans. *Pringsheim*'s Jahrb. III. 484.
7. *A. F. W. Schimper*, Pflanzengeographie. Jena 1898. 5.
8. *J. Wiesner*, Lichtgenuss der Pflanzen. Wien 1907. 50. 51. — *E. Stahl*, Über den Einfluss sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Zeitschr. f. Naturw. XVI. N. F. IX. Jena 1883.
9. *E. Stahl*, Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Ztg. XXXVIII. 1880. 1. Hier die ältere Literatur. — *G. Senn*, Gestalts- und Lage-Veränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig. *W. Engelmann*. 1908. Hier die weitere Literatur.
10. *Ch. Darwin*, Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übers. *Vict. Carus*. 1881. 380.
11. *E. Stahl*, Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Ztg. LV. 1897. 71 ff.
12. *E. Stahl*, Über die sogenannten Kompasspflanzen. Jena. Zeitschr. f. Naturw. XV. N. F. VIII.
13. *Derselbe*, Einfluss sonnigen oder schattigen Standortes. l. c. 26.
14. *M. Raciborski*, Über die Vorläuferspitze. Flora 87. Bd. 1900. 1.
15. *M. Treub*, Sur une nouvelle catégorie des plantes grimpantes. Annales du jardin botan. de Buitenzorg. III. 44. u. 160. 1883. — *H. Schenck*, Beiträge zur Biologie der Lianen. I. Botanische Mitteilungen aus den Tropen, von *A. F. W. Schimper*. Heft 4. Jena 1892.

16. *G. Volckens*, Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1888. 20.
17. *F. W. C. Areschoug*, Beitrag zur Biologie der geophilen Pflanzen. Lands.Univers. Arskrift. XXXI, 1895. (N. F. VI.)
18. *A. F. W. Schimper*, Pflanzengeographie, l. c. 265.
19. *K. Goebel*, Organographie l. c. 574
20. *G. Volckens*, Ägyptisch-Arabische Wüste. Berlin 1887. 49.
21. *A. Tschirch*, Anatomie und Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. *Pringsheim's* Jahrb. f. w. Bot. XIII. 544. 1881.
22. *J. Reinke*, Assimilationsorgane der Asparageen. *Pringsheim's* Jahrb. XXXI. 1. 1897.
23. *K. Goebel*, Organographie 631. 1900.
24. *K. Goebel*, Pflanzenbiolog. Schilderungen I. Succulenten. Marburg 1889.
25. *H. Fitting*, Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Bot. III. 248. 1911.
26. *R. Marloth*, Das Kapland. Deutsche Tiefsee-Expedition. II. Bd. 3. Teil Jena 1908. S. 336.
27. Centralbl. für d. ges. Forstwesen, Wien X. 1884, zitiert nach *M. Büsgen*. Bau und Leben unserer Waldbäume. 169. Jena 1897.
28. *K. Goebel*, Morphol. u. biolog. Studien. Ann. de Buitenzorg. VII. 1. 1888.
29. *W. Seyd*, Zur Biologie von Selaginella. Jena. Diss. 1910,
30. *H. Leitgeb*. Unters. über die Lebermoose. I.—VI. 1874—1882 und *K. Goebel*, Organographie. II. 1900.
31. Wegen spezieller Anpassungen derartiger zur Xerophilie neigender Lebermoose sei auf *Goebel's* Organographie. II. 290 ff verwiesen.
32. *K. Goebel*, Zahlreiche Aufsätze in der Flora: Archegoniatenstudien I—XII. 1892 bis 1909 und Organographie II. 278.
33. *F. Oltmanns*, Morphologie u. Biologie der Algen. I u. II. Jena 1904/5. (Einzellige Formen vergl. Kapitel 2 S. 169 ff.
34. *G. Karsten*, Unters. über die Familie der Chroolepidaceen. Ann. de Buitenzorg. X. 1. 1891. Daselbst weitere Literatur.
35. *H. H. Mann*, and *C. M. Hutchinson*. Cephaleuros virescens Kunze. the red rust of tea. Mem. of the Departm. of agriculture in India. Calcutta 1907. 1. Nr. 6.
36. *Th. W. Engelmann*, Farbe u. Assimilation. Bot. Ztg. 1883. 1. Weitere Publikationen bei *Oltmanns*, l. c. II. 16. 1. genannt.
37. *Timiriazeff*, L'état actuel de nos connaissances sur la fonction chlorophyllienne. Bull. du Congrès internat. de botanique etc. St. Pétersbourg 1884. — *Derselbe*, The cosmical function of the green plant. Proceed R. soc. LXXII. 1903. zitiert nach *Stahl*.
38. *E. Stahl*, Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909. Vergl. auch *Kniep-Minder*, Über den Einfluss verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation. Zeitschr. f. Bot. I. 1909. 619.
39. *G. Berthold*, Beitrag zur Morphologie u. Physiol. der Meeresalgen. *Pringsheim's* Jahrb. XIII. 675. 1882.

E. Ernährung der heterotrophen Pflanzen.

Eine öcologische Zwischenstufe, die von den autotrophen Pflanzen zu den heterotrophen hinüberführt, zeigte sich bereits bei Besprechung der Keimung in den mycotrophen Pflanzen. Diese benutzen die Pilzhyphen, um sich in Besitz reicherer Zufuhr von anorganischen Salzen zu setzen. In anderer Weise wird der Mangel an einem bestimmten Elemente, dem für die Protoplasmabildung notwendigen Stickstoff, von einer öcologischen Gruppe, den sogenannten Insectivoren oder fleischfressenden Pflanzen gehoben. Hierher gehören von einheimischen Gewächsen die Gattung Drosera mit kleinen runden oder länglichen Blättchen, deren Spreite eine Anzahl von anscheinend

Tautropfen tragenden Haaren führt (Fig. 11, S. 193, zeigt eine Keimpflanze von Drosera capensis). Diese „Tautropfen“ verlocken durch ihren im Sonnenlicht glänzenden Schein kleine Insecten sich darauf niederzulassen. Sie bleiben an dem klebrigen Safte haften, die benachbarten Drüsenhaare legen sich von allen Seiten über das Opfer, ersticken es, und durch ausgeschiedene Fermente werden die löslichen Inhaltsstoffe verflüssigt und vom Blatte aufgenommen. Da das Chitingerüst unlöslich ist, wird es sich hier hauptsächlich um Eiweissstoffe handeln und in der Tat kann man kleine Bröckchen von Hühnereiweiss in gleicher Weise aufnehmen lassen. — Solche Insectenfresser sind ausserdem Pinguiculaarten, deren umgeschlagene Blattränder Fangapparate darstellen, Utriculariaarten mit Fischreusen ähnelnden Blasen, Genlisea — kurz alle Angehörigen der Familie der Lentibulariaceen. Einheimisch ist ausserdem Aldrovandia vesiculosa. — Ferner gehören hierher die asiatisch-tropischen Nepenthesarten mit ihren Blattkannen, die nordamerikanischen Sarracenien und Darlingtonien, ebenfalls kannentragende Pflanzen, und als letzte Kannenträgerin das australische Pflänzchen Cephalotus; endlich die durch schnelles Zusammenklappen ihrer beiden Blatthälften nach Berührung eines der jeder Hälfte in Dreizahl aufsitzenden Reizhaare berühmte nordamerikanische Fliegenfalle: Dionaea muscipula. Eine morphologische und öcologische genauere Darstellung ist von *Göbel* (1) gegeben. Hier interessiert nur, dass in allen Fällen Insekten gefangen, getötet und verdaut werden. Viele dieser Insectivoren sind nun Angehörige der Torfsümpfe besonders Europas und Nordamerikas, andere leben in den feuchten Moospolstern oder als niedere Kletterpflanzen im Innern tropischer Wälder, allen gemeinsam scheint dürftige Ernährung zu sein; Drosera entwickelt z. B. schon keine Wurzel mehr. Da ist denn ein solcher Zuschuss zu der Ernährung, wie ihn der Insectenfang und ihre Verdauung bietet, sehr erwünscht und es ist auch festgestellt (2), dass die Pflanzen mit diesem Insectenfang weit besser und üppiger gedeihen als ohne ihn. Ohne einen derartigen Nutzeffekt wäre der grosse Materialaufwand der Insektivoren für Ausbau ihrer Fangapparate und deren Ausstattung auch völlig rätselhaft. Andererseits können die Insectivoren freilich auch ohne Insectenfang auskommen, stellen dann also einfache autotrophe Pflanzen dar. Die Begünstigung aber, die sie durch die Zufuhr organischer Nahrung erfahren, berechtigt dazu, sie hier an den Beginn der mit heterotropher Ernährung lebenden Pflanzen zu stellen, etwa als fakultative oder doch partielle Heterotrophen, die zu den obligatorischen Heterotrophen überleiten.

Wie die Keimung, so bleibt auch die weitere Entwickelung saprophytischer und parasitischer Pflanzen von der Gegenwart geeigneter Nährstoffe resp. Wirtspflanzen dauernd abhängig, da ihnen die Fähigkeit selbständiger Ernährung abgeht. Für die saprophytischen Pflanzen aus der Reihe der Phanerogamen dürfte die Gegenwart von Wurzelpilzen (3) wohl ganz allgemein feststehen, und damit deren unbedingte Notwendigkeit für die Ernährung dieser Gewächse zweifelsfrei bestätigt sein. So ist ja die vorher (S. 216) berührte Wahrscheinlichkeit, dass mycotrophe Chlorophyll-Pflanzen einen grossen Schritt dem Saprophytismus entgegen getan haben, auch von dieser Seite her unterstützt. Dass auch umgekehrt eine Rückkehr vom unbedingten Saprophyten mit rein mycotropher Ernährungsweise zu mycotroph-autotrophen Chlorophyllpflanzen möglich ist, geht aus dem Verhalten der saprophytischen Sexualgeneration zahlreicher

Lycopodiaceen und der Ophioglossaceen und ihrem zu autotrophem Leben zurückkehrenden Sporophyten hervor, der aus jenen Prothallien seinen Ursprung nimmt.

Eine scharfe Grenze trennt die Parasiten von diesen Saprophyten ab, solange man nur phanerogame Pflanzen ins Auge fasst. Wenn auch die grünen Parasiten, wie die Loranthaceen, die ihrem Wirte nur Nährsalze und Wasser entnehmen, eine gewisse öcologische Ähnlichkeit mit mycotrophen Chlorophyllpflanzen besitzen, die ja auch ihren Bedarf an anorganischen Lösungen mit Hilfe eines zweiten Organismus befriedigen, so findet der Vergleich bei Holosaprophyten und Holoparasiten sogleich sein Ende. Cuscuta freilich bewahrt sich ebenso, wie die ihr habituell so ähnliche pantropische Cassytha filiformis, ihre Selbständigkeit. Sie umschlingt mit gelblichen Fäden ihre Wirtspflanzen und bedeckt häufig ganze Flächen z. B. in den Weidengebüschen der Rheinufer, indem sie ihre Opfer überall mit Haustorien anbohrt, die zur Befestigung und Ernährung des Parasiten gleichzeitig dienen. Die Orobanchen dagegen lassen nach Befestigung ihrer Keimpflanzen auf der Wirtswurzel die Ansatzstelle zu einem dicken knollenförmigen Körper anschwellen und ihre Gewebe treten mit denen des Wirtes in Konnex, Holz an Holz, Rinde an Rinde, so dass der Parasit wie eine organische Abzweigung des Wirtes erscheint, wobei die Elemente des Parasiten nur durch ihre Kürze und im Parenchym durch ihren Stärkereichtum von denen der Wirtspflanze unterschieden werden können. Bei Balanophoreen, Rafflesiaceen etc. durchziehen die parasitischen Zellstränge pilzhyphenähnlich das Gewebe des Wirtes, nur dort zu kompakten Massen zusammentretend, wo Blütenbildung vorbereitet wird, so dass die grossen Rafflesiaknospen und -blüten ganz unvermittelt auf den Cissuswurzeln hervorzubrechen scheinen, da alles andere Gewebe der Rafflesia vollkommen in der Wirtspflanze verborgen bleibt. Welch mächtige Massen von organischem Material durch solche Parasiten den Wirtspflanzen entzogen werden, kann durch die Tatsache eine gute Illustration finden, dass die Javanen die Balanophora globosa und andere Balanophora-Knollen zu sammeln pflegen, um die fleischige Masse zu einem Brei zu zerstampfen, der, auf dünne Rotang- oder Bambusstäbe gestrichen, ihnen nach dem Trocknen direkt als primitive Fackel dient; so gross ist die Masse der dem Wirte entzogenen und im Parasitenkörper als Fett aufgespeicherten Nährstoffe. Näheres über die Entwickelung dieser und anderer Parasiten ist zu entnehmen aus den Arbeiten von *H. Graf zu Solms-Laubach* (4), der als gemeinsamen Charakter der phanerogamen Parasiten „den Mangel jeglicher sonst in der Cormophytenreihe vorhandenen typischen Gliederung des Vegetationskörpers" hinstellt, so dass „sie weder Wurzel noch Stämme sein können, und dass wir in ihnen überall gleichwertige und denen der Thallophyten durchaus analoge Thallusgebilde zu erkennen haben werden".

Ein ganz anderes Verhältnis als bei den Phanerogamen besteht zwischen parasitischen und saprophytischen Pflanzen innerhalb der niederen Pilze und Bacterien. Sind die heterotrophen Phanerogamen entweder parasitisch oder saprophytisch, so ist bei zahlreichen parasitischen Pilzen eine Rückkehr zum Saprophytismus geboten, wenn der betreffende Wirtsorganismus durch den Parasiten zum Absterben gebracht wurde. So entwickelt sich Cordyceps militaris (5) in der von ihm getöteten Raupe saprophytisch weiter zum Sklerotiumzustand und umgekehrt wird Nectria cinnabarina aus einem totes Holz zerstörenden

Saprophyten zum Parasiten, wenn es ihm gelungen ist, in Wunden lebender Bäume einzudringen. Auf der Fähigkeit der parasitischen Bacterien (6), sich auch saprophytisch zu ernähren, wenn ihnen geeignete Nährlösungen geboten werden, beruht die für die Erkenntnis und Bekämpfung der Infektionskrankheiten unentbehrliche Kultur dieser Organismen, die wissenschaftlich und praktisch zu ungeahnter Bedeutung gelangt ist.

Hinzuweisen ist hier ausserdem noch auf die Eigentümlichkeit vieler Pilze und Bacterien, das ihnen als Nahrung dienende Substrat, bevor es vollkommen ausgenützt ist, derartig zu verändern, dass sie selber nicht mehr imstande sind, darauf zu leben. Ein von einem Schimmelpilz befallener Apfel wird nicht nur soweit aufgezehrt, als der Pilz seiner für die Ernährung bedarf, sondern in kurzer Zeit ist der ganze Körper zersetzt, faul geworden; der Pilz hat seine Nahrungsquelle selber zerstört. In änlicher Weise arbeitet Saccharomyces in zuckerhaltigen Flüssigkeiten, die er vergärt und durch Alkoholbildung für zahlreiche Konkurrenten unzugänglich macht, auf seine eigene Alkoholvergiftung hin, und ebenso (7) scheint bei Reinkultur jeder Gärungsorganismus durch seine Gärprodukte geschädigt zu werden, was natürlich unter normalen Bedingungen in freier Natur ausgeschlossen ist.

Besonderes Interesse verdient nun noch der Vorgang des Wirtswechsels, wie er sich bei den heteröcischen Uredineen (8) findet, zu denen z. B. der Getreiderost Puccinia graminis gehört. Diese Pflanze durchläuft verschiedene Entwickelungsstadien, die in ihren parasitischen Neigungen soweit voneinander abweichen, dass sie auf verschiedenen Pflanzenarten, und zwar nur auf ganz bestimmten, zurückgelegt werden müssen. So ist die Keimung der den Winter überdauernden Winter- oder Teleutosporen an Gräser, speziell verschiedene Getreidearten, gebunden, deren Halme und Blätter ein geeignetes Substrat bilden. Bei der Keimung wird alsbald eine Sporenform, die Basidiospore gebildet, die zu ihrer Weiterentwickelung jedoch eine andere Wirtspflanze, nämlich die Berberitze verlangt und nur auf deren Blättern sich zu entwickeln vermag. Es ist in diesem Falle also nicht nur die ganze Pflanze streng specialisiert, sondern sogar ihre verschiedenen Entwickelungsstadien zeigen eine untereinander abweichende Specialisierung hinsichtlich der erforderlichen, von ihnen parasitisch auszunutzenden Nährpflanze.

In anderen Fällen, so bei Claviceps purpurea, Cordyceps militaris etc., wird als Dauerorgan nicht eine kleine Sporenzelle gebildet, sondern ein grosser Zellkörper, ein Sklerotium, Pseudomorphosen des befallenen Fruchtknotens, Raupenkörpers etc., das im Frühjahr auskeimend sogleich eine ungezählte Menge neuer, die parasitische Pflanze verbreitender Keime zu entwickeln vermag.

Diese Beispiele parasitisch oder saprophytisch sich ernährender, heterotropher Pflanzen mögen genügen, da weitere Fälle prinzipiell Neues kaum bieten würden.

Literatur.

1. *K. Goebel*, Insectivoren. Pflanzenbiologische Schilderungen. II. 51 ff. 1891.
2. *M. Büsgen*, Die Bedeutung des Insektenfanges für Drosera rotundifolia. Bot. Ztg. 1883. 569.
3. *F. Johow*, Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. *Pringsheim's* Jahrb.

XX. 473. (speziell 501 ff.) 1889. — *J. M. Janse*, Les endophytes radicaux de quelques Plantes javanaises. Ann. de Buitenzorg XIV. 53. 1895. — *W. Figdor*, Über Cotylanthera. ibidem 213. — *O. Penzig*, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Epirrhizanthes. Ann. de Buitenzorg XVII. 142. 1901. — *W. Magnus* Studien an der endotrophen Mycorrhiza von Neottia Nidus avis. *Pringsheim's* Jahrb. XXXV. 205. 1900. — *A. Ernst und Ch. Bernard*, Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. Ann. de Buitenzorg. XXIII. 20. Nr. II. Thismia javanica l. c. 36. 1909. Über die von *Johow* mycorrhizenfrei gefundene Wullschlegelia werden weitere Beobachtungen abzuwarten sein.

4. *H. Graf zu Solms-Laubach*, Bau und Entwicklung parasitischer Phanerogamen. *Pringsheim's* Jahrb. VI. 509. 1868. — *Derselbe*. Über den Thallus von Pilostyles Haussknechtii. Bot. Ztg. 1874. 49. — *Derselbe*, Das Haustorium der Loranthaceen und der Thallus der Rafflesiaceen und Balanophoraceen. Abh. d. Naturf.-Ges. zu Halle. XIII. 237. (Letzteres nach Referat in Bot. Ztg. 1875. 755)
5. *A. de Bary*, Morph. u. Biologie der Pilze. Leipzig 1884. S. 398 ff.
6. *A. Fischer*, Bacterien. II. Aufl. Jena 1903. S. 70.
7. *L. Jost*, Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Jena 1908. S. 247.
8. *G. Klebahn*, Kulturversuche mit heteröcischen Uredineen. Bericht I—XIII. XIII in Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten. XIII. 3. 1907.

---

5. Kapitel.

Öcologie der Fortpflanzung.

Während die Ernährung in erster Linie der Erhaltung des Individuums dient, ist die Fortpflanzung das Mittel zur Erhaltung der Art. Nicht jede Fortpflanzungsweise freilich lässt diese Bedeutung klar werden. Nimmt man z. B. eine Erdbeerpflanze, so gehört es zu ihren Eigenschaften, dass sie Ausläufer treibt, d. h. Seitensprosse mit ungeheuer lang gestreckten Internodien, die am Ende eine kleine Knospe führen, aus der eine neue Erdbeerrosette hervorgeht, die sich festwurzelt und nach zugrunde gehen der Ausläuferachse ein neues Erdbeerindividuum darstellt. In einem solchen Falle liegt kaum etwas anderes vor, als bei der Verzweigung eines Baumes oder Strauches, denn auch bei dieser gelingt es meist leicht, den neuen Zweig als Steckling weiterzuziehen, wenn die Verbindung mit der Mutterpflanze gelöst wird. Es liegt hier also eigentlich nur eine Vervielfältigung des Individuums vor; die Tochterpflanzen werden in der Regel in allen Eigenschaften mit dem Ausgangsindividuum übereinstimmen.

Anders ist es dagegen, wenn zwei Ausgangsindividuen zur Erzeugung von Nachkommen zusammentreten, ihre Sexualzellen miteinander sich vereinigen, und in dem Verschmelzungsprodukt eine neue Pflanze entstehen lassen. Diese wird voraussichtlich Eigenschaften der beiden Eltern übernehmen müssen und sie kann niemals nur als Vervielfältigung einer Mutterpflanze gelten. Diese digene Fortpflanzung ist also von jener monogenen Vervielfältigung zu unterscheiden, man spricht meist von der geschlechtlichen oder sexuellen und der ungeschlechtlichen oder asexuellen Fortpflanzung. Es sollen nun alle sehr mannigfaltigen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung dienenden Organe als Nebenfruchtformen zusammengefasst werden, die

aus einem Sexualakt aber schliesslich etwa resultierenden Sporen als Karposporen von anderen Zoosporen oder dergl. unterschieden sein.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Bei den Einzellern geht die Vermehrung einfach durch Teilung der Individuen von statten und erreicht dabei in kurzer Zeit oft erstaunliche Werte; das ist bei den aus Zellkörpern bestehenden Pflanzen mit mehr oder minder entwickelter Arbeitsteilung anders. Schon die einfachen grünen Fadenalgen (1) aus der Ulotrichaceenreihe haben verschiedene Möglichkeiten asexueller Fortpflanzung und Vermehrung wie Macro- und Microsporen, bewegliche Zellen mit je vier Cilien, daneben unbewegliche Aplanosporen, und in ähnlicher Weise findet man bei den Oedogoniaceen, Chaetophoraceen, Coleochaetaceen, Chroolepidaceen, Cladophoraceen und einigen Siphoneen die eine oder andere Art ungeschlechtlicher Vermehrung. Die Schwärmer setzen sich meist mit dem Vorderende fest und wachsen zu einer neuen Pflanze heran. Ebenso besitzen die Braunalgen in ihrer Mehrzahl eine asexuelle Fortpflanzung durch bewegliche oder unbewegliche Zellen, nur einigen Familien, wie den Fucaceen, fehlt sie. Die Rhodophyceen endlich entwickeln sogenannte Tetrasporen, nach der bisher vielfach herrschenden Ansicht eine Nebenfruchtform; unbewegliche, zu vieren in einer Mutterzelle entstehende Zellen, die zur Bildung je einer neuen Pflanze befähigt sind, in anderen Fällen unterbleibt diese Teilung und die Mutterzelle besitzt als Monospore dieselbe Eigenschaft. Auch Brutzellen und Brutknospen kommen bei Florideen vor. Bei den Phycomyceten (2) sind die Saprolegnieen noch an das Leben im Wasser angepasst, ihre ungeschlechtlichen Verbreitungsorgane treten daher noch als mit Cilien bewaffnete Zoosporen auf, die in grosser Masse in angeschwollenen Schlauchenden, den Sporangien, gebildet werden. Die Peronosporeen dagegen und die Mucorineen befördern ihre Sporen durch die Luftströmungen, wozu die leichte Zerbrechlichkeit ihrer Sporangienhülle und das geringe Gewicht der Sporenzelle sie in den Stand setzen. Bei Peronospora werden auch die ganzen Sporangienköpfchen durch den Wind verbreitet, ein Vorgang, zu dem die Familie der Luftalgen, der Chroolepideen (3), in der Verbreitung ihrer ganzen „Hakensporangien" ein Analogon liefert. In beiden Fällen ist gerade diese Ausstreuung der ganzen Sporangien, die erst bei eintretendem Regen ihren Inhalt ausschlüpfen lassen, ein Mittel, das sehr zur schnellen und massenhaften Verbreitung beiträgt.

Die Eumyceten haben, wenn von den mindestens teilweise durch einen Sexualakt bedingten Karposporen-Bildungen der Asci und der Basidien abgesehen wird, in den „Conidien" die wirksamsten asexuellen Verbreitungsmittel, da sie, frei am Ende der Conidienträger abgeschnürt, durch den geringsten Lufthauch in Bewegung gesetzt werden und somit fast allgegenwärtig sind. Andere Propagationsmittel der Pilze sind die zur Überwindung ungünstiger Vegetationsverhältnisse dienenden Sklerotien, deren Bildung zahlreichen Pilzformen möglich ist. Den Flechten (4) stehen ähnliche Verbreitungsmittel wie den betreffenden Pilzen zu; ungeschlechtlicher Ausbreitung der Flechte in ihren beiden Symbionten zugleich dienen nur die Soredien (5), d. h. kleine Hyphenpartieen, die einige Algenzellen umsponnen haben und als feiner Staub nach Aufspringen der Rindenschicht durch den Wind entführt werden.

Bei den Moosen müssen die Karposporen der Sporogone hier ausser Betracht bleiben, aber die Brutknospen bei Marchantia und Lunularia sind ungeschlechtliche Propagationsmittel von erheblicher Bedeutung für die Verbreitung. Dass sie freilich an die individuellen Eigenschaften des betreffenden Ausgangsindividuums gebunden bleiben, wie alle asexuellen Fortpflanzungsorgane, zeigt z. B. das Fehlen männlicher Lunularien nördlich der Alpen; bei der Verbreitung durch Brutknospen ist eben der rein weibliche Charakter durch unzählige Generationen hindurch streng festgehalten. Laubmoose (6) bilden bereits am Protonema, dann am Stämmchen und schliesslich an den Blättern Brutkörper verschiedenster Art wie Brutfäden, Brutblätter, Bulbillen, Bruchblätter, Brutäste, Brutpflänzchen usw.

Die Pteridophyten zeigen einen besonderen Reichtum asexueller Fortpflanzungsorgane bei den Farnen. Zahlreiche Farne besitzen auf ihren Blättern in den Nerven kleine Bulbillen, die häufig noch an der Mutterpflanze zu Pflänzchen auswachsen, wie bei Asplenium viviparum, A. bulbiferum, Aspidium angulare, Lagenia gemmifera und anderen. Adiantum Edgeworthii (7) teilt mit Aspidium proliferum und wohl auch anderen Formen die Eigentümlichkeit an der Spitze des zierlichen Wedels eine Knospenanlage zu führen, die in feuchter Luft oder bei Erreichung des Substrates alsbald zu einem neuen jungen, sich festwurzelnden Pflänzchen auswächst.

Auch durch Ausläufer, die am Ende oder an Knotenstellen der Ausläuferachse junge Pflanzen ausbilden, tritt in einigen Fällen ausgiebige Vermehrung ein, wie bei Asplenium Dregeanum, Polybotrya Meyenianum, Nephrolepis-Arten und unterirdische Ausläufer bei unserer einheimischen Struthiopteris germanica.

Aber nicht nur die Sporophyten-Generation, sondern auch der Gametophyt zeigt in einigen Fällen derartige ungeschlechtliche Propagationsorgane, so die Prothallien von Vittaria, von Hymenophyllumarten, Monogramme paradoxa etc., eine Tatsache, deren Kenntnis wir *Goebel* (8) verdanken.

Neben den Farnen sind einige Lycopodiaceen durch das Vorkommen von Brutknospen ausgezeichnet; wenigstens sind sie bei Lycopodium Selago ausserordentlich häufig, fast regelmässig als kleine, blattachselständige Gebilde zu finden.

Bei den Gymnospermen ist mir nur ein Fall asexueller Vermehrung bekannt. Der Redwoodbaum, Sequoia sempervirens, der pacifischen Vereinigten Staaten treibt beim Absterben des Stammes rings im nächsten Umkreise eine Menge neuer junger Individuen, die wohl auf Wurzelschösslinge zurückzuführen sind, und abweichend von allen sonstigen Coniferenwäldern eine stete Erneuerung des Waldes bedingen.

Bei Monokotylen dagegen zeigen manche Alliumarten regelmässig winzige Zwiebelchen in der Infloreszenz an Stelle von Blüten, Poa bulbifera oft bereits ausgetriebene Pflänzchen am gleichen Orte, Lilium tigrinum (bulbiferum) führt kleine blattachselständige Zwiebeln, Globbaarten tragen Bulbillen in den unteren Blattachseln der Infloreszenz etc.

Hier sind ferner die mit Ausläufern sich massenhaft verbreitenden Pflanzen zu nennen wie Triticum repens und das zur Befestigung der Dünen (9) unschätzbare Triticum junceum, daneben Psamma arenaria und Elymus arenarius, Carex arenaria; in den Tropen Reaumuria hirta etc., ferner Convallaria majalis, Paris quadrifolia und die Polygonatum-Arten.

In der grossen Klasse der Dikotylen gäbe es unzählige Fälle zu berichten, so dass nur einige wenige hier angeführt werden können. Feste blattachselständige Knospen sind bei Dentaria bulbifera vorhanden, ebensolche Bulbillen trägt Polygonum viviparum an der Infloreszenz statt der Blüten, Ficaria verna führt kleine blattachselständige Knöllchen, die der angeschwollenen Wurzelanlage der Achselknospe entsprechen. Die dickfleischigen Blätter von Bryophyllum calycinum treiben bereits an der Mutterpflanze aus den Einkerbungen ihres Blattrandes kleine Brutpflänzchen und ebenso finden sich auf Blättern von Cardamine pratense und amara sowie einigen Nasturtium-Arten Adventivpflänzchen oder Brutknospen, die solche hervorsprossen lassen. Nach Abtrennung und event. Ver-



Fig. 27.

Sempervivum Schottii. Rosette der Mutterpflanze; aus den Achseln der vergehenden alten Blätter vom vorigen Jahre kommen Ausläufersprosse hervor, die bereits wieder kleinere Rosetten tragen.

Gezeichnet von *K. Wangerin.*

wundung sind ja besonders Begonien zur Produktion neuer junger Pflanzen geneigt, worauf deren Vermehrung in den Gärten im wesentlichen beruht. Zu starker Vermehrung durch Sprossung aus den Blattachseln oder den ihnen entsprechenden Stellen neigen viele Succulenten, die Polsterbildung der Cacteen (Echinocactus, Mamillaria etc.), die in ihrer Heimat oft zu riesigen, halbkugelig aufgewölbten Kolonien führt (vergl. Fig. 26 S. 239), die Rasenbildung der Sedum-, Sempervivum-, Saxifraga-Arten, auch der nicht succulenten Edrajanthus-, Androsace-, Dryas-, Armeria etc. -Arten ist auf derartige Sprossung zurückzuführen und bei den bekannten Riesenkissen von Azorella auf den antarktischen Inseln und Kontinenten, von Haastia und Raoulia in Neuseeland wird derselbe Vorgang die Grundlage bilden. Bisweilen treiben die genannten Succulenten ihre Achselsprosse aber in Form von Ausläufern, die neue junge Rosette steht am Ende einer horizontal über den Boden kriechenden Achsel wie es beistehende Fig. 27

von Sempervivum Schottii zeigt. Damit schliessen sich diese Succulenten an die sonstigen Ausläuferpflanzen an, wie Ranunculus repens, Ajuga reptans, Fragaria vesca und Potentillaarten, endlich Ipomoea pes caprae auf Dünen tropischer Küsten mit oberirdischen, oder Physalis Alkekengi, Glycyrrhiza-Arten, Aristolochia Clematitis, Hippophaë rhamnoides etc. mit unterirdischen Ausläufern, die in gleicher Weise ganze Flächen occupieren und alle andere Vegetation zurückzudrängen vermögen. Für die an den Ausläufernodien oder -Enden sitzenden Tochterpflanzen ist die Entfernung von ihrer den Boden bereits beherrschenden Mutterpflanze nur vorteilhaft. So sieht man, auf wie mannigfache Weise sich eine ausserordentlich wirksame Vermehrung und Ausbreitung der Pflanzen mit Hilfe vegetativen Wachstums oder asexueller Fortpflanzungsorgane geltend macht.

Literatur.

1. *Fr. Oltmanns*, Morphologie u. Biologie der Algen. I. u. II. Jena 1904/1905.
2. *A. d. Bary*, Morphologie u. Biologie der Pilze. 1884. — *Brefeld*, Unters. aus dem Gesamtgebiete der Mycologie. I—XIV. 1872—1908.
3. *G. Karsten*, Familie der Chroolepideen. Ann. de Buitenzorg. X. 1. 1891.
4. *J. Reinke*, Abhandlungen über Flechten. I—V. *Pringsheim*'s Jahrb. XXVI bis XXIX. 1894—96.
5. *G. Bitter*, Morph. u. Systematik von Parmelia. Hedwigia XL. 171. 1901. — *Derselbe*, Variabilität einiger Laubflechten. *Pringsheim's* Jahrb. XXXVI. 1901.
6. *C. Correns*, Untersuch. über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.
7. *K. Goebel*, Organographie. l. c. 448.
8. *K. Goebel*, Zur Keimungsgeschichte einiger Farne. Ann. de Buitenzorg. VII. 74. 1888.
9. *J. Reinke*, Die ostfriesischen Inseln. Studien über Küstenbildung und Küstenzerstörung. Wissensch. Meeresuntersuch. N. F. X. Erghft. Kiel 1909.

Sexuelle Fortpflanzung.

Das allen Formen der geschlechtlichen Fortpflanzung Gemeinsame ist die Vereinigung einer männlichen Zelle mit einer weiblichen Zelle, wobei die beiden Kerne miteinander verschmelzen. Die weibliche Eizelle wird erst durch die Vereinigung mit der allein ebenfalls entwickelungsunfähigen männlichen Spermazelle zur Weiterentwickelung befähigt, sie wird befruchtet. Die Formen der Sexualzellen und die Art und Weise der Vereinigung ist innerhalb des Pflanzenreiches einer unendlichen Mannigfaltigkeit unterworfen. War bei den Einzellern ein morphologischer Unterschied der Geschlechter nicht nachweisbar, so bleibt dies Verhältnis auch bei den Gameten grüner Algen einstweilen bestehen. Männliche und weibliche Schwärmer sind gleichgestaltet. Doch mit der allmählich ansteigenden Entwickelung der vegetativen Organe in den höheren Familien und Klassen wird auch die Differenz der Geschlechtszellen grösser und grösser. Die männlichen Sexualzellen bleiben beweglich und werden in ihrer Grösse immer weiter reduziert, gegenüber den stets mächtiger sich entwickelnden und bald bewegungslos werdenden Eizellen. Was aber auch bei den kleinsten männlichen Spermatozoiden stets erhalten bleibt, ist der Kern und so musste sich allmählich die Meinung, dass den Kernen die wichtigste Rolle bei der Befruchtung zukomme, immer mehr befestigen (1).

Nicht wenig konnte diese Anschauung unterstützt werden durch die mehr und mehr bekannt werdenden eigenartigen Abweichungen, welche die Sexualzellkerne bei ihrer Ausbildung erfahren, gegenüber den vegetativen Zellen. Während bei vegetativen Zell- und Kernteilungen jeder Tochterkern die gleiche Zahl von der Länge nach halbierten Chromosomen erhält, wie derjenige der Mutterzelle besass, legen sich vor der Bildung von Sexualzellen die Chromosomen in einem ersten Teilungsschritt paarweise zusammen, vermindern also bei der im zweiten Teilungsschritt folgenden Trennung ihre Zahl auf die Hälfte (Reduktionsteilung oder Tetradenteilung) und erst durch Vereinigung der beiden reduzierten Sexualkerne in der Befruchtung wird für die nächste Generation die volle Chromosomenzahl wieder hergestellt. Somit ist es nur natürlich, dass man in diesem Verhalten der Kerne das wesentliche Problem der sexuellen Fortpflanzung findet, in den Chromosomen die materiellen Träger der Eigenschaften der Eltern — event. der ganzen Vorfahrenreihe — erblickt und in der neuen Verschmelzung des männlichen und weiblichen Kernes eine Mischung der Eigenschaften beider Eltern sieht.

Demgegenüber darf freilich nicht verschwiegen werden, dass andere Forscher, wie z. B. *M. Nussbaum*, daran festhalten, dass in der Befruchtung eine Vereinigung ganzer Zellen, also Kern und Plasma erfolge, und dass sie in der Entdeckung von Centrosomen und Mitochondrien in tierischen Zellen eine Bestätigung ihrer Ansicht erblicken.

Die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung, gegenüber der für die Vermehrung hinlänglich sorgenden ungeschlechtlichen, wird aber, unbeschadet dieser Differenz, allgemein in der Vereinigung der Eigenschaften von zwei Individuen, die naturgemäss individuelle Verschiedenheiten besitzen, gefunden. Es werden die individuellen Besonderheiten gegeneinander ausgeglichen und der allgemeine Charakter der Art den Nachkommen überliefert. Dabei ist allerdings wohl zu beachten, dass die „Art“ eine menschliche Abstraktion ist; die Natur kennt nur Individuen. —

Noch eine zweite allgemeine Erörterung ist hier anzureihen. Beobachtet man die Keimung der auf der Unterseite der Farnblätter in charakteristich geformten Sporangien entwickelten Sporen, so sieht man eine anscheinend ganz andere Pflanze daraus hervorgehen: eine flache Zellscheibe, die keinerlei Ähnlichkeit mit der Farnpflanze besitzt. Diese als Prothallium bezeichnete Scheibe trägt aber auf ihrer Unterseite Antheridien und Archegonien d. h. männliche und weibliche Organe. In den Antheridien werden zahlreiche Spermatozoiden entwickelt und durch die bei Öffnung der Archegonien von diesen ausgehende Diffusion ganz schwacher Lösungen äpfelsaurer Salze in die Tautropfen der Prothalliumunterseite werden die frei darin umherschwimmenden Spermatozoiden angereizt, direkt in die Mündung der Archegonien einzudringen, an deren Grunde die reife Eizelle der Befruchtung harrt. Aus der Vereinigung von Eizelle und Spermatozoid geht ein Embryo hervor, der schliesslich wieder zu einer derartigen Farnpflanze heran wächst, von der die Spore herkam.

Dieser Entwickelungsgang heisst Generationswechsel; es wechselt in der Entwickelung der Pteridophyten stets eine Geschlechtsorgane produzierende Sexualgeneration, der Gametophyt, ab mit der ungeschlechtlichen,

Karposporen produzierenden Generation, dem Sporophyten. Es muss, um den Zusammenhang mit den erst erwähnten Tatsachen herzustellen, hinzugefügt werden, dass bei der Sporenentwickelung in den Sporangien des Sporophyten durch Tetradenteilung der einzelnen Sporenmutterzellen die Chromosomenreduktion eintritt; der Gametophyt besitzt nur die halbe Chromosomenzahl, er ist „haploid“ (2), die Vereinigung von Spermatozoon und Eizelle ergänzt alsdann die fehlende Hälfte: der Embryo und der aus ihm hervorgehende Sporophyt ist „diploid“.

Durch die glänzenden Untersuchungen von *W. Hofmeister* (3) ist dargetan, dass ein gleicher Generationswechsel einmal bei den Moosen vorliegt — Moospflanze=Gametophyt, Sporogonium=Sporophyt —, dann aber auch mit Hilfe der eine vermittelnde Rolle spielenden heterosporen Pteridophyten bei den Gymnospermen allgemein nachzuweisen ist, freilich unter starker Reduktion der Sexualgeneration, deren Entwickelung sich einmal innerhalb des „Pollenkorns“ =„Microspore“, andererseits innerhalb der „Samenanlage“=„Macrosporangium“ und des „Embryosackes“=„Macrospore“ abspielt. Endlich ist ja die Rückführung der Angiospermen auf frühere gymnosperme oder ihnen nahestehende Pflanzen, wenn auch nicht lückenlos, so doch im wesentlichen sichergestellt, was in erster Linie den Arbeiten von *E. Strasburger* (4) zu danken ist. In letzter Zeit scheint nun die Weiterführung des Nachweises eines Generationswechsels in den Reihen der Algen (und Pilze), ja bis in die Einzeller hinein, immer weitere Fortschritte zu machen (5), obwohl die Aussichten einen direkten, Anschluss dieser Pflanzen an die Moose zu finden, ganz ausserordentlich gering erscheinen.

Sexuelle Fortpflanzung bei Algen und Pilzen.

Geht man aus von der Fadenalge Vaucheria, so pflegt diese in zahlreichen Arten zunächst ihre grossen Zoosporen zu bilden, später gehen die Fäden zur Entwickelung der Sexualorgane Oogonium und Antheridium über, die bei Vaucheria sessilis z. B. ja gleich neben einander entstehen. Die Zygote macht ein Ruhestadium durch und keimt alsdann, indem ein Keimschlauch hervorwächst, der dem Ausgangsfaden gleicht. *Klebs* (6) zeigte, dass durch Modifikation der Lebensbedingungen dieselbe Vaucheria beliebig lange gezwungen werden kann, nur Oogonien und Antheridien zu bilden, oder aber nur Zoosporen zu entwickeln, es ist demnach weder die Zoosporenbildung noch diejenige von Sexualorganen notwendig in den Lebenslauf eines Vaucheriafadens eingeschaltet: ein solcher kann z. B. aus einer Zoospore hervorgegangen sein und zeitlebens nur wieder Zoosporen entstehen lassen oder umgekehrt aus einer keimenden Oospore seinen Anfang nehmen und andauernd nur Sexualorgane hervorbringen. Es liegt die Möglichkeit eines Generationswechsels vor, doch ist dieser nur fakultativ, durchaus nicht obligatorisch.

Ähnlich verhält sich wohl die Mehrzahl der grünen Algen, sowohl die gleichgestaltete Gameten besitzende Ulothrix, wie die mit Oogonien und Spermatozoidbefruchtung ausgerüsteten Oedogoniaceen, Coleochaetaceen usw. Nur sind diese darin vorteilhafter gestellt, dass aus der Zygote stets eine Mehrzahl von

Schwärmern hervorgeht, dass also mehr Verbreitungsgelegenheit vorliegt. Nachdem durch *Allen* (7) festgestellt ist, dass die Reduktion des bei der Befruchtung entstandenen diploiden Kernes von Coleochaete bereits bei der ersten Teilung stattfindet, dass also die Zygote allein Sporophytencharakter trägt, lässt sich von eigentlichem Generationswechsel hier nicht sprechen.

Die von allen anderen Algen so weit abweichende Familie der Characeen besitzt nur eine sehr hoch entwickelte sexuelle Fortpflanzung. Schon vor der Befruchtung umrindete Oogonien werden durch schraubig gewundene und mit 2 Cilien ausgestattete Spermatozoiden befruchtet. Aus der keimenden Oospore entwickelt sich zunächst ein Vorkeim, aus dem bald durch fest bestimmte Teilungen Spross- und Wurzelanlagen hervorgehen.

Bei den Braunalgen werden ähnliche Entwickelungsreihen durchlaufen wie bei den Grünalgen. Die Phaeosporeen haben neben ungeschlechtlichen Zoosporen und Aplanosporen Gametencopulation und zwar sind die Gameten teils gleichgestaltet, teils durch erheblich grössere Dimensionen der weiblichen verschieden, so dass hier bewegungsfähige Eier und Spermatozoiden nach ihrer Form und Grösse unterscheidbar werden. Die kleine Familie der Dictyotaceen, z. B. Dictyota dichotoma, besitzt Oogonien und Antheridien, die gruppenweise in Soris zusammenstehen, jedoch auf verschiedene Individuen verteilt sind. Jedes Oogon entwickelt nur eine Eizelle, die Antheridien zahlreiche Spermatozoiden. Aus dem befruchteten Ei entsteht eine der Mutterpflanze gleichende Dictyota, welche aber an Stelle der Sexualorgane unbewegliche, zu vieren aus einer Mutterzelle entstehende Aplanosporen, die Tetrasporen, hervorbringt. Bei Teilung der Tetrasporenmutterzelle findet Chromosomen-Reduktion statt. Es besitzt also der Geschlechtsorgane tragende Gametophyt die halbe Zahl von Chromosomen, wie der ihm völlig gleichende Tetrasporen bringende Sporophyt; dieser ist diploid, jener haploid.

Da ist es nun von Interesse zu sehen, dass die ebenfalls mit Oogonien und Antheridien ausgerüsteten Fucaceen sich anders verhalten. Die Sexualorgane stehen in kleinen in die Thallusoberfläche eingelassenen Grübchen, den Conceptakeln. Die Zahl der Eier eines Oogonium wechselt von 8 bei Fucus bis zu 1 bei Himanthalia. Die Chromosomen-Reduktion findet erst bei Anlage der Sexualorgane statt, die Fucaceen (8), sind von diesem Stadium abgesehen, diploid. Der Vergleich von Fucaceen und Dictyotaceen, deren cytologisches Verhalten von *Mottier* (9) und *Lloyd Williams* (10) klar gestellt war, führt zu der von *Strasburger* (11) ausgesprochenen, sehr einleuchtenden Anschauung, dass eine haploide Generation bei Fucus in Wegfall gekommen sei und nur die unumgängliche Reduktion kurz vor der Bildung der Sexualorgane beibehalten werden musste. Dass die Entwickelung an die diploide (Sporophyten) Generation anknüpft, könnte man mit der sich überall erweisenden grösseren Widerstandsfähigkeit der chromatinreicheren Generation zu erklären versuchen.

Höchst eigenartig und schwierig liegen diese Verhältnisse offenbar bei den Florideen. Die weibliche Geschlechtszelle, das Karpogon mit dem Trichogyn als Empfängnisapparat wird von den bewegungslosen, an der Spitze kleiner Zweige gebildeten Spermatien befruchtet. Sie wird aber nicht direkt zur Oospore sondern lässt sporogene Fäden hervorsprossen, die alsdann die Karposporen in

grösserer Zahl bilden, während aus der Tragzelle Hüllfäden auswachsen, welche das Karpogon umwachsen und zu einer Hüllfrucht, dem Cystokarp machen. Ausserdem besitzen die Florideen Tetrasporen, die freilich bisweilen ungeteilt bleiben, also Monosporen werden. *Oltmanns* deutet diese Tetrasporen als Nebenfruchtform, die mit dem Generationswechsel nichts zu tun habe; er fasst die Florideenpflanze als Gametophyten, die sporogenen Fäden als Sporophyten mit diploiden Kernen auf. *Strasburger* pflichtete dieser Ansicht bei. Es fehlte aber der Nachweis, wo die Chromosomenreduktion stattfindet. Nachdem jetzt durch *Yamanouchi* (12) für Polysiphonia und von *J. F. Lewis* (13) für Griffithia Bornetiana festgestellt ist, dass hier die Reduktionsteilung genau wie bei Dictyota bei Teilung der Tetrasporenmutterzelle erfolgt, ist die Meinung von *Oltmanns* nicht mehr im vollen Umfange aufrecht zu erhalten. Noch verwickelter wird die Sache durch solche Fälle, wo, wie bei Spermothamnion Turneri Tetrasporen und Sexualorgane am gleichen Individuum vorkommen.

Eine Lösung der Schwierigkeiten scheint auf folgende Weise möglich. Man hat zu unterscheiden zwischen denjenigen Formen, die, wie Polysiphonia violacea und Griffithia Bornetiana Tetrasporen tragende diploide Sporophyten, Chromosomenreduktion in der Tetrasporenmutterzelle und haploide Gametophyten mit Karpogon und Antheridien besitzen. Diese gleichen vollkommen den Dictyotaceen. Die von *Oltmanns* (14) hervorgehobene Schwierigkeit, dass der Sporophyt in zwei Hälften zerlegt werde, „nämlich in die sporogenen Zellen mit den Karposporen einerseits und den Tetrasporen tragenden Teil andererseits“ vermag ich nicht zu erkennen, denn die Tetrasporen tragende Pflanze geht ja doch aus den Karposporen hervor, sobald diese keimen. Auch *Strasburger* (15) hat eine solche Auffassung bereits ausgesprochen. Neben diese erste Gruppe stelle man zunächst die der Tetrasporen vollkommen entbehrenden Gattungen wie Nemalion, Lemanea, Dudresnaya purpurifera etc. Diese entsprechen mutatis mutandis den nur sexuelle Fortpflanzung besitzenden Fucaceen, nur ist es hier nicht die diploide Generation, die erhalten bleibt, sondern die haploide, denn wie *J. J. Wolfe* (16) nachgewiesen hat, fällt bei Nemalion wenigstens die Reduktionsteilung mit der Karposporenbildung zusammen. Eine solche Verlegung der Chromosomenreduktion bald vor den Sexualakt, bald an ihn anschliessend findet sich ja häufiger im Pflanzenreich, man braucht nur Diatomeen und Desmidiaceen zu vergleichen (S. 172 u. 289). In Übereinstimmung mit dieser Darlegung steht, dass diese zweite Gruppe Formen beherbergt, welche Monosporen statt der Tetrasporen führen, denn eine haploide Generation kann keine Tetrasporen mehr hervorbringen, deren Bildung mit abermaliger Chromosomenreduktion verbunden sein würde. Die dritte Gruppe, welche bald vereinzelt, bald als regelmässige Erscheinung Tetrasporen neben Geschlechtsorganen führt, wie das erwähnte Spermothamnion, Callithamnion corymbosum, Solieria chordalis, Chylocladia kaliformis etc. umfasst im Übergange begriffene Arten, die alle auf verschiedenen Stadien des Weges vom vollständigen Generationswechsel der ersten Gruppe zum allmählichen Verluste der Tetrasporen begriffen sein dürften, oder aber den umgekehrten Weg gehen, der zur Durchführung des Generationswechsels führt.

Diese Lösung ist zunächst freilich rein hypothetisch, sie lehnt sich an die vorher angeführte Anschauung *Strasburger*'s über das Verhältnis der

Fucaceen zu den Dictyotaceen an und würde sich durch cytologische Untersuchungen der Angehörigen dieser im Übergang begriffenen Gruppe erweisen oder zurückweisen lassen.

Die Pilze zeigen in den niederen Formen der Algenpilze oder Phycomyceten nur noch in der kleinen Familie der Monoblepharideen Befruchtung einer den Gipfel des Fadens einnehmenden Eizelle durch Spermatozoiden, die in einer anderen Fadenzelle entstanden sind. Bei den Saprolegniaceen (17) entstehen die mehrere Eizellen enthaltenden Oogonien als kugelige Ausstülpungen des Fadens. Von anderen Fäden heranwachsende Antheridialschläuche legen sich fest an das Oogonium und lassen in jedes Ei, dessen zunächst zahlreiche Kerne bis auf einen geschwunden sind, je einen männlichen Kern übertreten. Bei der Keimung des Eies findet Reduktionsteilung statt. Da Saprolegnia auch ungeschlechtliche Vermehrung durch Schwärmsporen besitzt, so ist hier bereits die Möglichkeit eines Generationswechsels gegeben, doch ist es höchstens ein fakultativer, denn *Klebs* (18) konnte für Saprolegnia die Abhängigkeit der Entwickelungsart von äusseren Einflüssen zwingend nachweisen.

Dasselbe ist für die Zygomyceten zu sagen, aus deren Reihe hier kurz auf Sporodinia grandis hingewiesen sei. Die Pflanze ist, wie die Mucorarten, imstande einen hohen Sporangienträger über das Substrat zu treiben, der oben ein kugeliges Sporangium bildet, in das er mit seiner Columella weit hineinragt. Dieser ungeschlechtlichen Vermehrung steht die sexuelle gegenüber, die im Verschmelzen zweier gegeneinander gewachsener Hyphenzweige besteht, welche keulig anschwellen und am Ende jederseits eine Zelle abteilen. Diese beiden vereinigen sich zu einer Zygospore, die sich mit ausserordentlich dicker, schwarzer, stark skulpturierter Membran umhüllt. *Klebs* (19) konnte auch hier durch Änderung der Kulturbedingungen fortgesetzte Zygosporenbildung oder asexuelle Sporangien erzwingen, so dass wiederum höchstens ein fakultativer Generationswechsel gegeben ist.

Bei den Eumyceten oder Fadenpilzen sind die Ascomyceten oder Schlauchpilze von den Basidiomyceten zu trennen, beide Gruppen umfassen eine grosse Zahl sehr verschiedener Formen; sie führen ihre Namen nach den charakteristischen Fortpflanzungsorganen, den Ascis einerseits, den Basidien andererseits.

Für die Ascomyceten hatte *A. de Bary* (20) bereits Sexualität bestimmter Formen angenommen, *Brefeld* (21) und seine Schule leugneten sie auf das Energischste. Die neuen Untersuchungsmethoden haben bereits für zahlreiche Arten den unwiderleglichen Nachweis erbracht, dass der geniale Gedanke *de Bary*'s das Richtige traf. Als Beispiel sei der relativ einfache Fall von Sphaerotheca Castagneï nach *Harper*'s Beobachtungen gewählt (22). Dieser kleine Mehltaupilz lebt auf den Blättern unseres Hopfens in Form strahliger Flecke. Inmitten solcher Flecke entstehen die ersten Anlagen der Pilzfrüchte oder Perithecien als Seitenzweige benachbarter Mycelfäden. Ein sich vom Substrat aufrichtender Hyphenast, der sich durch dichten Protoplasmagehalt auszeichnet, bildet das Oogonium, das alsbald durch eine Querwand vom Mycel getrennt wird. Es besitzt einen Kern. Inzwischen hat sich ein von einem andern Mycelfaden abstammender, meist etwas dünnerer Zweig an das Oogonium fest

angelegt und wächst an ihm entlang empor. Dieser Antheridiumzweig trennt sich ebenfalls von seinem Mycel ab, der Kern teilt sich und ein Tochterkern rückt in den Scheitel der Antheridiumhyphe, der sich als eigentliche Antheridiumzelle wiederum durch eine Wand absondert. Die Wandung zwischen Oogonium und der oberen Antheridiumzelle schwindet, und der männliche Kern tritt zu dem etwas grösseren Oogoniumkern hinüber, worauf beide miteinander verschmelzen (vergl. jedoch Ascusbildung bei Pyronema!). Inzwischen sind aus der Stielzelle des Oogoniums Hüllfäden hervorgesprosst, die schliesslich eine doppelte Hülle um das anschwellende Oogon bilden. Dies wird durch mehrfache Teilung zu einem langgestreckten Zellfaden von 5—6 Zellen, deren vorletzte stets zwei Kerne enthält (cf. Pyronema confluens!). Sie ist die Anlage des einzigen Ascus, der hier gebildet wird. Seine beiden Kerne vereinigen sich und lassen schliesslich 8 Ascosporen hervorgehen.

Vielfach ist die Entwickelung weit komplizierter. Bei Pyronema confluens (23) z. B. geht das Apothecium — d. h. die ihr aus Ascis und unfruchtbaren Paraphysen gebildetes Hymenium offen an der Oberfläche führende „Pilzfrucht“, — aus einem vielkernigen kugeligen Ascogon oder Oogonium hervor, dem ein schnabelförmig gekrümmtes Trichogyn aufsitzt. An dieses Gebilde legt sich ein ebenfalls vielkerniger Antheridiumschlauch am Scheitel an und nach Durchbrechung der Wand wandern die männlichen Kerne zu den weiblichen hinüber. Das Oogonium grenzt sich wieder ab. Die Kerne haben sich nicht vereinigt, wie *Harper* zuerst annahm, sondern nur paarweise aneinander gelegt, ohne zu copulieren, sie bilden „conjugierte Kerne“. Das Ascogon lässt jetzt zahlreiche ascogene Hyphen auswachsen, in denen mehrfach Teilungen der conjugierten Kerne stattfinden. Zur Anlage eines Ascus krümmt sich eine ausgewachsene ascogene Hyphe hakenförmig. „Einer der beiden conjugierten Kerne in der Nähe ihrer Spitze bleibt im Stiel des Hakens liegen, während der andere in die Hakenspitze hineinrückt. Durch die conjugierte Teilung wird je ein Abkömmling jedes Kernes, d. h. ein männlicher und ein weiblicher Kern, in die Hakenkrümmung befördert, in der die Verschmelzung der Sexualkerne zum primären Ascuskern stattfindet. Eine zweimalige Kernverschmelzung (wie sie vorher für Sphaerotheca den ersten Angaben entsprechend geschildert worden ist), existiert also bei Pyronema confluens und wohl auch bei den übrigen sexuellen Ascomyceten nicht.“ Da nun nach *Claussen*'s (24) Angaben die Reduktionsteilung bereits bei der ersten Teilung dieses primären Ascuskernes eintritt, so ist der Sporophyt auf diesen Zustand beschränkt. Die Verhältnisse liegen also ähnlich wie bei Coleochaete, Oedogonium etc. und ein richtiger Generationswechsel fehlt.

In der ganzen Entwickelungsart, der geringen Differenzierung der Sexualorgane etc. ist gewissermassen eine Reduktion der Formen zu erkennen, die mit ihrem Parasitismus zusammenhängen dürfte, wie ja auch bei parasitischen höheren Pflanzen eine starke Reduktion ihrer vegetativen Ausstattung, wie der Embryoausbildung im Samen nachgewiesen werden konnte. So ist es nicht zu verwundern, dass diese Reduktion in der Reihe der Pilze noch viel weiter geht, und dass bei der Mehrzahl ihrer Arten und Gattungen die sexuelle Fortpflanzung ganz verdrängt worden ist; so wahrscheinlich bei vielen Basidiomyceten, d. h. den auf einem keulenförmig angeschwollenen Hyphenende meist vier

gestielte Basidiosporen abgebenden Pilzformen, zu denen z. B. die Mehrzahl der ansehnlichen „Schwämme" unserer Wälder gehört (vergl. jedoch R. E. Fries l. c.)

Eine gewisse Art von Sexualität ist dagegen noch zu finden bei den Rostpilzen oder Uredineen, die auch dadurch besonderes öcologisches Interesse besitzen, dass sie mit ihren verschiedenen Entwickelungsstadien zum Teil wenigstens, an verschiedene Wirtspflanzen gebunden sind (S. 251), auf denen allein sie ihre Entwickelung vollenden können, wie z. B. der Getreiderost, Puccinia graminis zur Erzeugung seiner Uredo- und Teleutosporen Blätter und Halme unserer Getreidearten benutzt, während die Accidien und Spermogonien desselben Pilzes nur auf den Blättern der Berberitze zu gedeihen vermögen. Die Tatsache des Wirtswechsels, der sog. Heteröcie ist zuerst von *A. de Bary* (25) gerade für Puccinia graminis nachgewiesen worden, eine vollständige Übersicht findet sich in den Arbeiten von *Klebahn* (26), der sich nicht auf die heteröcischen Arten beschränkt, sondern auch auf die autöcischen mit bezieht.

Der Entwickelungsgang sei hier für Phragmidium speciosum nach den Untersuchungen von *Christman* (27) geschildert, neben dem hauptsächlich *Blackman* die Uredineen-Sexualität beobachtet hat. Die überwinternde Sporenform heisst Teleutospore, einzeln oder in kurzer Reihe stehende, einem Stiel aufgesetzte Zellen mit sehr dicker Wand, die Keimporen enthält. Zunächst hat jede Spore zwei Kerne, bei der Sporenreife sind beide vereinigt. Diese Sporen bringen bei ihrer Keimung eine sog. Basidie hervor, die sich in vier Zellen teilt und aus jeder Zelle eine gestielte Basidiospore entwickelt. Alle Zellen sind einkernig. Die Basidiosporen keimen auf den Blättern geeigneter Pflanzen, ihre Hyphen durchwuchern das ganze Gewebe und entwickeln auf der Blattunterseite krugförmige Spermogonien — funktionslos gewordene männliche Organe —, auf der Oberseite Aecidien. Das Aecidium von Phragmidium speciosum bildet sich unter der Blattepidermis von Rosen und besteht aus senkrecht gegen die Oberfläche gerichteten kurzen Zellen, die aus dem das Blat durchziehenden Mycel hervorgehen. Die Hyphenenden geben zunächst eine obere sterile Zelle ab, worauf die benachbarten unteren Zellen durch Wandauflösung sich vereinigen. Ihre Kerne teilen sich gleichzeitig und während je einer in die Basis der beiden fertilen Zellen wandert, legen sich die beiden oberen als conjugierte Kerne zusammen und stellen, nach Abschnürung des oberen verschmolzenen Endes der beiden Zellen, die Kerne der Sporenmutterzelle dar, die durch weitere Teilungen eine Reihe von Sporenmutterzellen bildet, deren jede in eine untere steril bleibende und bald zusammenfallende Zwischenzelle und eine obere Aecidiospore zerlegt wird. Alle Zellen haben conjugierte Kerne. Diese Aecidiosporen sorgen alsdann für weitere Verbreitung im Laufe der Vegetationsperiode, indem sie auf geeigneten Wirtspflanzen Mycelien mit stets zweikernigen Zellen treiben, die eine Menge von Uredo- oder Sommersporen und schliesslich auch die Teleuto- oder Wintersporen hervorbringen, von deren Keimung ausgegangen ward.

Demnach liegt hier ein stets diploider Sporophyt vor, der Aecidiosporen, Uredosporen und Teleutosporen mit den zwischen ihnen liegenden Mycelstadien umfasst; die Chromosomenreduktion muss alsdann bei Keimung der Teleutospore erfolgen und den haploiden Gametophyten liegt die Bildung von Spermogonien und Aecidien ob, worauf nach Vereinigung zweier Aecidienzellreihen zur

Aecidiosporen-Mutterzelle wieder der diploide Sporophyt einsetzt. So liegt hier bei den Uredineen zwar keine ursprüngliche Form der Sexualität mehr vor, denn ihre männlichen Organe sind zur Funktionslosigkeit verurteilt, aber es ist ein Ersatz in der Weise geschaffen, dass eine vollwertige Art von Generationswechsel zwischen haploider und diploider Generation resultiert.

Besonderes Interesse haben nun noch die eigenartigen Verschmelzungsprodukte von Pilzen und Algen zu dem autotrophen Organismus der Flechten bezüglich ihrer Fortpflanzung insofern, als hier Formen der Sexualität auftreten, die an das Verhalten teils der Ascomyceten, teils der Florideen nahe anschliessen. *Stahl* (28) fand in den Apothecienanlagen der Collemaceen schraubig gewundene plasmareiche Fäden im Innern des Thallus, die mit einem an die Oberfläche reichenden Organ, dem Trichogyn, ausgerüstet sind. Die Ähnlichkeit mit den Ascogonschrauben zahlreicher Ascomyceten, wie Eurotium, ist handgreiflich, nur dass bei Collema, der tief innen im Thallus beginnenden Apotheciumanlage entsprechend, ein Empfängnisorgan von erheblicher Länge, also ein Trichogyn, wie die Florideen es besitzen, hinzukommt. Der Thallusoberfläche eingesenkte Spermogonien, den (freilich funktionslos gewordenen) der Uredineen vergleichbar, bringen eine Menge kurzer, stabförmiger unbeweglicher Zellen, die Spermatien, hervor. Ihre Funktion als männliche Organe, gleich den Spermatien der Florideen, wird durch die Veränderungen erwiesen, welche die Verbindung eines Spermatiums mit der gerade über die Thallusoberfläche vorragenden Spitze des Trichogyns hervorruft. Nach *Stahl* und den weiter reichenden Beobachtungen von *Baur* (29) wird der Spermatiumkern und Plasmagehalt ins Trichogyn übernommen und, wie an den durchbohrten Querwänden der Trichogynzellen nachweisbar ist, darin weitergeleitet worauf erst die zur Bildung der Asci führende Vermehrung der Ascogonzellen beginnt, wie sie den Folgen einer stattgehabten Befruchtung entspricht.

Archegoniaten.

Die Moose bilden die erste grosse auf die Thallophyten folgende Gruppe. Sie gehören zu der Abteilung der Archegoniaten, sogenannt nach dem weiblichen Organ, dem Archegonium, das Moosen, Pteridophyten und Gymnospermen gemeinsam ist. Die Moosarchegonien sind etwa flaschenförmig gestaltet; sie besitzen einen langen Halsteil und einen kurzen angeschwollenen Bauchteil, der das nach Abtrennung einer „Bauchkanalzelle" befruchtungsfähige Ei birgt. Der Zugang zum Ei wird durch Verquellung der Bauchkanalzelle wie der den Archegonhals füllenden Halskanalzellen und Auseinanderweichen der scheitelständigen Halszellen freigelegt. Die männlichen Organe sind keulenförmige Antheridien, in denen eine ausserordentlich grosse Zahl länglich gewundener Spermatozoiden entsteht, jedes mit zwei am Vorderende befestigten Cilien versehen, die als Bewegungsorgane im Wasser dienen. Die Befruchtung ist also an das Vorhandensein von Wasser gebunden, das als Regen oder Tau fallend, die gleichzeitige Öffnung von reifen Archegonien und Antheridien bedingt, worauf aus der Archegonmündung diffundierende Proteïnstoffe (Marchantia) oder Rohrzucker die im Wassertropfen sich bewegenden Spermatozoiden veranlassen, in Richtung des Diffusionsstromes direkt in das

Archegonium hineinzusteuern. Die befruchtete Eizelle wächst nach regelmässig einander folgenden Teilungen zum Embryo aus, der dauernd auf der Moospflanze festzitzt und von ihr ernährt wird. Seine Aufgabe ist eine Menge von Sporenzellen zu bilden, deren jede wieder zu einem Protonema auskeimen kann, dem Vorkeim der Moospflanze. Dies sporenproduzierende Gebilde heisst Sporogonium und stellt den Sporophyten der Moose dar. Da es einem Sexualakt seine Entstehung verdankt, sind seine Zellen diploid. Die Bildung der Sporen in dem Kapselteil des Sporogoniums erfolgt durch eine Tetradenteilung der den ganzen Innenraum ausfüllenden Sporenmutterzellen, die eine Chromosomenreduktion herbeiführt. So werden die Sporen haploid und ebenso die aus ihnen mit Hilfe des Vorkeims entstehende Moospflanze. Das ist die typische Form des obligaten Generationswechsels, in dem die haploide Moospflanze den Gametophyten, das diploide Sporogonium den Sporophyten darstellt.

Von speziellerem öcologischem Interesse ist einmal die Art und Weise, wie das in seiner Ernährung von der Moospflanze abhängig bleibende Sporogon die Verbindungen sichert, durch die ihm seine Nahrungsstoffe zufliessen, zweitens die Ausrüstung des Sporogons zur Ausstreuung und Verbreitung seiner Sporen.

Zunächst sei auf die „Perichaetium“bildungen (30) hingewiesen, welche bei zahlreichen Lebermoosen wie Aneura, Blyttia, Symphyogyne etc. die zusammenstehenden Gruppen von Archegonien umgeben und als Wassersammlungsapparate für die auf dem Wasserwege erfolgende Befruchtung wirken. Die Entwickelung der Archegoniumwandung zu einem „Perianthium“ ist eine nach Arten sehr verschieden weitgehende, solche Perianthien können das im Grunde geborgene Sporogon sowohl gegen Austrocknung wie gegen Eindringen von Wasser schützen, Da aber andererseits bei der Ausbildung des Sporogons auch Wasser verbraucht werden muss, ist die Versenkung der befruchteten Archegonien in einem in die Erde eindringenden, überall mit Rhizoiden besetzten Spross, wie bei Calypogeia ericetorum, oder die Bildung sonstiger „Fruchtsäcke“, welche das Sporogon gegen Trockenheit schützen können, leicht verständlich. Das mit der Ernährung in Verbindung stehende Versenken des Embryos in die Tragachse kommt noch besser zum Ausdrucke bei Formen wie Jungermannia bicuspidata u. a.

Eine in mancher Beziehung wichtige Rolle in den Lebermoos-Sporogonien spielen Gebilde, die als „Elateren“ bezeichnet werden. Es sind sterile Zellen der Sporogone, die, wie *Goebel* (31) zeigte, in ihrer Anordnung zu dem sporogenen Gewebe als Nahrung zuführende Gewebemassen aufgefasst werden müssen. Das sporogene Gewebe grenzt mit möglichst grosser Oberfläche an das sterile, das ihm Nahrungsstoffe zuleitet. Bei der Reife der Sporogone wirken die mehr oder minder stark hygroskopischen Zellen teils als Schleuderorgane für die reifen, zwischen ihnen verteilte Sporenmassen, so bei Jungermannia und Frullaniaarten, teils wirken sie vermöge minderer Hygroskopicität durch ihre weniger energischen Bewegungen in erster Linie zum Auflockern der aus der aufgesprungenen Kapsel vorschauenden Sporenmasse, so dass die Luftströmungen diese leichter entführen können. Eine gewisse, mehr spezialisierte Ausbildung erhalten die sterilen Zellen im Sporogon dort, wo sog. „Elaterenträger“ gebildet

werden, die wie bei Pellia epiphylla und anderen für eine ganz allmähliche Aussaat der Sporen sorgen.

Bei den Laubmoosen ist die wasserhaltende Bedeutung des Perichaetiums natürlich dieselbe, wie sie für die Lebermoose angeführt ward. Die Ernährung des Sporogons seitens der Moospflanze ist vielfach noch weiter gesichert; so erhält der zum „Fuss" ausgebildete Teil des Embryos teils besondere Grösse, teils grössere Oberfläche durch haustoriale Auswüchse, wie bei Disphyscium und Buxbaumia (32), die ins Gewebe der Moospflanze eindringen. In dem Falle von Eriopus remotifolius kommt es zu richtiger Rhizoidbildung des Sporongons, dem einzigen Falle eines selbständig bewurzelten Sporogoniums. Dass schliesslich die Laubmoos-Sporogonien vermöge ihres Chlorophyllgehaltes, wie des Besitzes normaler Spaltöffnungen zur Assimilation befähigt sind, ist bei der Frage nach ihrer Ernährung nicht zu vergessen.

Sehr mannigfach sind endlich die in Beziehung zur Sporenausbreitung stehenden Öffnungsmechanismen der Sporogonkapsel. Der lange Stiel, Seta genannt, ist auch bereits von einiger Bedeutung, da er eine grössere Entfernung der bei windigem Wetter ausfallenden Sporen begünstigen muss. Vor allem aber ist bei den „deckelfrüchtigen" Moosen, den „stegokarpen", die Ausbildung der Kapselmündung nach Absprengung des Deckelchens ausserordentlich mannigfaltig und für die Sporenentlassung von entscheidender Bedeutung. Die Mehrzahl dieser Moose besitzt am Rande der Öffnungsstelle einen Mundbesatz, das „Peristom". Das Peristom entsteht durch partielle Verdickungen der Wände einer an der Deckelinnenseite liegenden Zellschicht, so dass Zähne, Haare, Wimpern und ähnliche Bildungen, entweder frei endend oder untereinander zu gitterförmigen Ringen verbunden, in einfacher oder doppelter Anordnung die Kapselmündung umstehen. Die Bildungen sind meist stark hygroskopisch, biegen sich bei Befeuchtung über der Mündung zusammen und verschliessen sie; bei trockenem Wetter richten sie sich auf oder schlagen zurück, und öffnen dabei die Kapsel. Oder sie sind stets nach innen gebogen, wo dann nur die Weite der dazwischen bleibenden Öffnungen durch Feuchtigkeit resp. Trockenheit verändert wird. Bei doppeltem Peristom ist nur das äussere hygroskopisch, das innere dient aber für möglichste Verengung der Austrittsmündung. In allen Fällen sorgt diese Ausrüstung des Mündungsrandes dafür, dass stets nur eine allmähliche Entlassung der einzelnen Sporen, die sich von der zunächst noch feuchten Sporenmasse absondern, zustande kommen kann. — Dagegen fehlt ein Peristom (33) bei sehr kleinen Mooskapseln mit geringer Sporenzahl (Ephemerum, Nanomitrium) oder, wenn die Öffnung des Sporogons in anderer Weise erfolgt, z. B. bei den sich mit plötzlicher Explosion öffnenden Kapseln von Sphagnumarten.

Bei den Pteridophyten ist die Bezeichnungsweise der Sexualorgane dieselbe. Archegonien und Antheridien pflegen auf der Unterseite des kleinen grünen Gametophyten zu sitzen, der gewöhnlich als „Prothallium" bezeichnet wird. Hier an dem kälteren Pflanzenkörper bilden sich leicht Tautröpfchen, die den ausschlüpfenden Spermatozoiden Bewegung gestatten. Ihre Form weist stärkere Windungen auf als die Moosspermatozoiden sie zeigen, und an Stelle von zwei Cilien sind, bei den Farnen z. B., deren zahlreiche vorhandn. Der von den kurzhalsigen Archegonien, die im übrigen denen der Moose gleichen,

ausgeschiedene Stoff zur Anziehung der Spermatozoiden ist Äpfelsäure oder ihre Salze in überaus verdünnten Lösungen. Die befruchtete Eizelle entwickelt sich durch sehr regelmässig orientierte Teilungen zum Embryo, der das erste Blatt, den Stammvegetationspunkt, die Wurzel angelegt zeigt und mit einem als Fuss bezeichneten Gewebehöcker im Archegoniumbauch sitzen bleibt, von wo ihm Nahrung zugeführt wird, bis das Prothallium zugrunde geht. Ist die junge Pflanze erstarkt, wozu oft viele Jahre gehören, so bildet sie an bestimmten Orten ihrer Blätter Sporangien charakteristischer Form, in denen durch Tetradenteilung aus den Sporenmutterzellen Sporen entstehen. Die Tetradenteilung ist, wie immer, eine Reduktionsteilung, so dass die vom Sexualakte her diploid gebliebene Chromosomenzahl des Sporophyten in den Sporen haploid wird, wie es dem Prothallium-Gametophyten entspricht. Auch hier ist ausgeprägtester, obligater Generationswechsel vorhanden.

Dies sind die im allgemeinen für die „homosporen", d. h. die mit nur einer Sporenform ausgerüsteten Pteridophyten gültigen Verhältnisse. In ihrer Mehrzahl sind die Prothallien an grössere Luftfeuchtigkeit und mindere Lichtintensität angepasste Gewächse, die der Trockenheit kaum lange wiederstehen können. In besonderen Fällen treten aber öcologische Anpassungen ein, die an trockenere Lokalitäten gebundenen Formen zu Hilfe kommen. Z. B. ist das im Mittelmeergebiet heimische Anogramme (Gymnogramme) leptophylla von *Goebel* (34) auf seine Entwickelungsgeschichte hin untersucht und es hat sich gezeigt, dass hier der Gametophyt mit Hilfe eines in den Boden eindringenden, knollig anschwellenden und Reservestoffe speichernden „Fruchtsprosses" (d. h. Archegonien tragenden Sprosses) die Trockenheit des Mittelmeer-Sommers, wie den kurzen Winter überdauert und perenniert, während der Sporophyt stets nur eine Vegetationsperiode aushält, also nur seine Sporen zur Reife bringt, dann abstirbt. So erscheint das Verhältnis hier gerade umgekehrt. Ähnliche Fälle gibt es mehrfach.

Die Mycotrophie und die damit in Verbindung stehende unterirdische Lebensweise der Prothallien von Botrychium und Ophioglossum, sowie zahlreicher Lycopodiaceen erfordert ebenfalls eine längere Lebensdauer des Gametophyten, der erst mit Pilzhilfe hinreichend erstarken muss, um Sexualorgane zu produzieren. Im übrigen ist hier aber nichts Abweichendes zu erinnern.

Die Produktion der Geschlechtsorgane ist bei den Gametophyten bisweilen auffällig durch Ernährungsverhältnisse bedingt, so bei Equisetum (35); reichlich ernährte Prothallien werden weiblich, schlecht ernährte männlich.

Die Sporenverbreitung hängt von der öcologischen Ausstattung der Sporangien in mancherlei Beziehungen ab. Bei der Sporangienbildung am Sporophyten sondert sich alsbald die Wandschicht vom sporogenen Gewebe. Schliesslich ist die Wandung stets einschichtig, mehrere auf ihrer Innenseite abgespaltene Zellschichten werden für die Ernährung und öcologische Ausstattung der zu je vier aus einer Sporenmutterzelle hervorgehenden Sporen verbraucht. Da an diese Tetradenteilung die Chromosomenreduktion gebunden ist, so liefert der bis dahin diploide Sporophyt haploide Sporen zur Bildung des Gametophyten. Die Sporen sind leicht, werden daher von Luftströmungen weithin verbreitet. In der Gattung Equisetum wird den Sporen seitens des

zwischen sie eindringenden Tapetenzellplasmas eine Membranauflagerung (Epispor) mitgegeben, die sich bei der Sporenreife in zwei stark hygroskopische, parallel laufende schmale Spiralbänder zerlegt erweist, welche die Spore einhüllen, jedoch beim Austrocknen sich flach ausbreiten. Die bei wechselnder Luftfeuchtigkeit eintretenden sprungweisen Bewegungen der Sporen und ihre Verklettung untereinander dürften vor allem dazu führen, dass stets einige Sporen beieinander bleiben; ein für Sicherung der Befruchtung wichtiger Umstand bei der Dioecie der Equisetum Prothallien.

Die Wand der Sporangien wird in der Regel durch den Kohäsionszug des langsam schwindenden Füllwassers geöffnet, eine Mechanik, die um so besser funktioniert, je grösser die Differenzen der mechanisch verschieden wirksamen Wandstellen sind. Eine solche Verschiedenheit liegt in der „Annulus“-bildung der Filicinen vor, deren systematische Einteilung wesentlich mit auf der Anordnung dieses Ringes mechanisch verstärkter Zellen beruht.

Neben diesen homosporen Pteridophyten, die ihrer Gametophytengeneration die Bildung der Sexualorgane anvertrauen, haben sich in mehreren Entwickelungsreihen sog. „heterospore“ Formen ausgestaltet, die verschiedene Sporenformen besitzen: „Macrosporen“ welche lediglich Archegonien auf ihren reduzierten Gametophyten bilden können, „Microsporen“ die bei der Keimung sich noch mehr eingeschränkt erweisen und lediglich ein oder einige Antheridien hervorbringen. Derartige heterospore Formen beherbergen die Familien der Salviniaceen und Marsiliaceen, die als Hydropterides zusammengefasst werden, ferner die Selaginellaceen und die Isoëtaceen. Aus mancherlei Gründen empfiehlt sich zur Darstellung am besten die Gattung Selaginella (36).

Die Sporophytengeneration besteht aus dichotom reich verzweigten, niederliegenden, dorsiventral gebauten Stämmchen, die in grossem Formenreichtum besonders am Boden tropischer feuchter Waldungen verbreitet sind. Sporangien tragende Achsen erheben sich in der Regel als orthotrop gebaute Sprosse, Macrosporangien und Microsporangien finden sich am gleichen Individuum blattachselständig vor. Sie unterscheiden sich durch ihre Grösse. Macrosporangien enthalten vier aus den Teilungen einer Mutterzelle hervorgegangene Macrosporen, Microsporangien zahlreiche, ebenfalls durch Tetradenteilung aus vielen Mutterzellen entstandene Microsporen. Es kann trotz fehlender direkter Beobachtung keinem Zweifel unterliegen, dass die Chromosomenreduktion bei diesen beiden Tetradenteilungen erfolgt. Die Gametophyten, welche den keimenden Micro- und Macrosporen entspringen, sind von denen homosporer Pteridophyten ganz verschieden. Innerhalb der Macrospore wird ein Prothalliumgewebe gebildet, das am Scheitel bei der hier erfolgenden Aufspaltung mehrere Archegonanlagen zeigt. Sie sind völlig ins Prothalliumgewebe eingesenkt. Die Microsporen (37) entwickeln nur eine kleine Prothalliumzelle; ihr ganzer Inhalt wird im übrigen zu einem Antheridium, das eine grössere Zahl von einschichtiger Wand rings umgebener Spermatozoidmutterzellen enthält. Die Spermatozoiden sind kürzere, fast gerade Stäbchen mit zwei langen Cilien am vorderen Ende. Aus der befruchteten Eizelle geht ein hochdifferenzierter Embryo, der Wurzel, Stammscheitel mit Anlage der ersten Blätter und Embryoträger besitzt, hervor, während der „Fuss“ als Organ für die Aufnahme der angesammelten Reservestoffe in der Macrospore stecken bleibt.

Die charakteristischen Unterschiede von Selaginella gegenüber den homosporen Pteridophyten sind also: Differenzierung der Geschlechter durch den Sporophyten, bedingt durch Produktion männlicher Microsporen, weiblicher Macrosporen; dauernde Einschliessung des weiblichen Gametophyten in die Macrospore, die nur für den Zugang der Spermatozoiden zu den Archegonien am Scheitel geöffnet wird; Ernährung des Gametophyten nicht durch aktive Assimilation, sondern mit Hilfe gespeicherter Reservestoffe, die auch für die Embryo Entwickelung ausreichen müssen. Die Vereinigung der Geschlechter bleibt freilich auf Wasser als Medium angewiesen (Hydrophilie). (Vergl. S. 281.)

Literatur.

1. *E. Strasburger*, Ontogenie der Zelle seit 1875. Progressus rei botanicae I. 1, 1906. — *Derselbe*, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. *Pringsheim's* Jahrb. XLV, 479. 1908.
2. *E. Strasburger*, Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reiche. Jena 1905. S. 25.
3. *W. Hofmeister*, Vergl. Untersuchungen über Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig. 1852.
4. *E. Strasburger*, Angiospermen und Gymnospermen. Jena. 1879. — *Derselbe*, Über Befruchtung und Zellteilung. 1877.
5. *Fr. Oltmanns*, Morph. u. Biologie der Algen. II. 1905. Generationswechsel S. 269.
6. *G. Klebs*, Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
7. *Ch. E. Allen*, Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. d. D. Bot. Ges. XXIII. 285. 1905.
8. *Shigéo Yamanouchi*, Mitosis in Fucus. Bot. Gaz. XLVII. 174. 1909.
9. *O. Mottier*, Nuclear and cell division in Dictyota dichotoma. Ann. of Bot. XIV, 163. 1904.
10. *J. Lloyd Williams*, Studies in the Dictyotaceae. Ann. of Bot. XVIII. 141. 193. 1904.
11. *E. Strasburger*, Zur Frage eines Generationswechsels bei Phaeophyceen. Bot. Ztg. II. Abt. 1906. 1.
12. *Shigéo Yamanouchi*, The life history of Polysiphonia violacea. Bot. Gaz. XLII. 401. 1906.
13. *J. F. Lewis*, The life history of Griffithia Bornetiana. Ann. of. Bot. XXIII. 639. 1909.
14. Referat über die Arbeit von *Yamanouchi*. Bot. Ztg. 1907. II. Abt. S. 206.
15. *E. Strasburger*, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. *Pringsheim's* Jahrb. XLV. S. 549. 1908.
16. *J. J. Wolfe*, Cytological studies on Nemalion. Ann. of Botany. XVIII. 607. 1904.
17. *P. Claussen*, Eientwicklung und Befruchtung bei Saprolegnia monoica. Ber. d. D. Bot. Ges. XXVI. 1908. 144.
18. *G. Klebs*, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. Saprolegnia mixta. *Pringsheim's* Jahrb. XXXIII. 513. 1899.
19. *G. Klebs*, Zur Physologie der Fortpflanzung einiger Pilze. I. Sporodinia grandis. *Pringsheim's* Jahrb. XXXII. 1. 1898.
20. *A. de Bary*, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze etc. Leipzig 1884. Dort die früheren Arbeiten.
21. *Brefeld*, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mycologie. I—XIV. 1872—1908.
22. *R. A. Harper*, Die Entwicklung des Peritheciums von Sphaerotheca Castagnei Ber. d. D. Bot. Ges. XIII. 475. 1895.
23. *Derselbe*, Sexual reproduction in Pyronema confluens and the morphology of the ascocarp. Bot. Gaz. XIV. 321. 1900.

24. *P. Claussen*, Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von Pyronema confluens. 1907. Ber. d. D. Bot. Ges. XXV. 586. — *R. E. Fries*, Cytolog. Verhältnisse bei der Sporenbildung von Nidularia. Zeitschr. f. Bot. III. 145. 1911.
25. *A. de Bary*, Untersuchungen über die Brandpilze und die durch sie verursachten Krankheiten. Berlin 1853. — *Derselbe*, Neue Untersuchungen über die Uredineen. Monatsber. d. Berl. Akad. 1863, 1865. 1866.
26. *H. Klebahn*, Kulturversuche mit heteröcischen Rostpilzen. I—XIII. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten. II. 1892. — XIII. 1906. z. T. *Pringsheim*'s Jahrb. XXXIV u. XXXV. 1899. 1900.
27. *A. H. Christman*, Sexual reproduction in the rusts. Bot. Gaz. XXXIX. 26. 1905. — *Derselbe*, Alternation of generations and morphologie etc. of the rusts. ibid. XLIV. 81. 1907. — *V. Blackman*, Fertilisation, alternation of generations and general cytology of the Uredineae. Ann. of Bot. XVIII. 323. 1904. — *Derselbe* und *H. Fraser*, Sexuality of the Uredineae. Ibid. XX. 35. 1906.
28. *E. Stahl*, Beitr. zur Entwicklungsgesch. der Flechten. I. Leipzig 1877.
29. *Erw. Baur*, Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. Ber. d. D. Bot. Ges. XVI. 363. 1898. — *Derselbe*, Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora. 88. 1901. S. 319. — *Derselbe*, Untersuchungen über die Entwicklungsgesch. der Flechtenapothecien. Bot. Ztg. 1904. I. 21.
30. *K. Goebel*, Organographie. II. 305 ff.
31. *K. Goebel*, Archegoniatenstudien. 6. Funktion und Anlegung der Lebermooselateren. Flora. 1895. 1.
32. *K. Goebel*, Archegoniatenstudien. 1. Die einfachste Form der Moose. Flora. 1892. Ergbd. 92.
33. *K. Goebel*, Archegoniatenstudien. 7. Sporenausstreuung bei den Laubmoosen. Flora. 1895. 459.
34. *K. Goebel*, Entwickelungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramme leptophylla. Bot. Ztg. 1877. 671.
35. *Otto Buchtien*, Entwicklungsgeschichte der Prothallien von Equisetum. Bibliotheca botanica. VIII. 1887.
36. *A. Braun*, Über Marsilia und Pilularia. Monatsber. d. Akad. d. W. Berlin. 1870. 1872. — *N. Pringsheim*, Zur Morphologie von Salvinia natans. *Pringsheim*'s Jahrb. III. 1863. — *Joh. Hanstein*, Befruchtung u. Entwickelung der Gattung Marsilia. *Pringsheim's* Jahrb. IV. 1865. — *Derselbe*, Pilulariae globuliferae generatio cum Marsilia comparata. Bonn 1866. — *E. Strasburger*, Azolla. Jena 1873. — *W. Pfeffer*, Entwickelung des Keimes der Gattung Selaginella. Bonn 1871, in *J. Hanstein*, Bot. Abt. I. 4. — *E. Heinsen*, Macrosporen und das weibliche Prothallium von Selaginella. Flora. 78. Bd. 1894. 166. — *H. Fitting*, Bau und Entwickelungsgeschichte der Macrosporen von Isoëtes und Selaginella. Bot. Ztg. 1900. 107. (Sep. 1—62). — *D. H. Campbell*, Structure and development of Mosses and ferns. London 1895.
37. *W. Belajeff*, Antheridien und Spermatozoiden der heterosporen Lycopodiaceen. Bot. Ztg. 1885. 7. 93. — *Derselbe*, Über die männlichen Prothallien der Wasserfarne (Hydropteroides) Bot. Ztg. 1898. 141.

Gymnospermen.

Die wesentliche Differenz der Gymnospermen beruht auf der Notwendigkeit, für diese grösseren hoch in die Luft emporragenden Gewächse einen anderweitigen Weg für die Vereinigung der Sexualzellen zu finden; an die Stelle des Wassers musste die Luft treten (Anemophilie). Die Heterosporie mit den soeben hervorgehobenen Eigentümlichkeiten ist erhalten geblieben und noch schärfer ausgebildet.

Die Macrosporenmutterzelle oder „Embryosackmutterzelle" (1) wird im Macrosporangium, der „Samenanlage", in Einzahl oder Mehrzahl gebildet, doch

bleibt nur eine erhalten. Von den bei der Tetradenbildung entstehenden 4 Macrosporen entwickelt sich ebenfalls nur eine, der „Embryosack" weiter. Die Chromosomenreduktion wird auch hier bei dieser Tetradenteilung vollzogen. In der Macrospore oder Embryosack wird das Prothalliumgewebe angelegt, das am Scheitel Archegonien bildet. Die Macrospore bleibt eingeschlossen im „Nucellus", der von einem einfachen oder doppelten Schutzwall, dem „Integument", umhüllt wird, welcher nur gerade über dem Scheitel von Nucellus und Embryosack einen schmalen Gang, die „Micropyle" freilässt. Dies ist der Engpass, den die männliche Sexualzelle passieren muss, um die weibliche zu erreichen.

Die Microsporen oder „Pollenkörner" entstehen in Microsporangien oder „Pollensäcken", die meist in Mehrzahl auf den „Microsporophyllen" oder „Staubblättern" vereinigt sind. Ihre Bildung mittelst einer Tetradenteilung = Reduktionsteilung aus ihren „Pollenmutterzellen" entspricht genau dem Verhalten der Selaginella-Microsporen. Die Befreiung aus den Pollensäcken hängt wie bei den Farnsporangien von der Mechanik der Wandzellen ab, die Übertragung zu den weiblichen Organen von den Luftströmungen. Diese relativ unsichere Beförderungsart bedingt die Produktion einer übermässigen Menge von Pollenkörnern, deren nur ein kleiner Bruchteil das Ziel erreichen kann. Eine Erhöhung der Flugfähigkeit mittelst Volumvergrösserung findet sich in der Ausbildung von Flugblasen, sie eignet zahlreichen Gymnospermen und verlängert den Pollenkörnern ihre Flugzeit und steigert damit die Aussicht ans Ziel zu kommen. Trotz alledem sind noch einige Bedingungen seitens der weiblichen, die Samenanlagen tragenden „Macrosporophylle" oder „Fruchtblätter", wie der Samenanlagen selbst zu erfüllen. Die Fruchtblätter müssen die Samenanlagen offen auf ihrer Oberfläche tragen, damit der Pollen freien Zugang findet und die Samenanlagen müssen irgend ein Haftmittel dem Pollenkorn darbieten, wie z. B. Taxus baccata und die meisten übrigen Gymnospermen einen Tropfen wässeriger Flüssigkeit aus der Micropylen-Mündung ausscheiden, in dem die Pollenkörner haften und mit dessen Versiegen sie auf den Scheitel des Nucellus niedergezogen werden, wo sie alsdann keimen. Da nun die Archegonien in der Regel noch durch eine Anzahl von Zellschichten vom Nucellusscheitel entfernt sind, muss die keimende Microspore einen „Pollenschlauch" treiben, der bis zu den Archegoniumhalszellen vordringt.

Die Veränderungen im Inhalt der Gymnospermenpollenkörner sind nun im einzelnen verschieden, immer aber findet sich ein kleiner Rest „vegetativer Prothalliumzellen" im Pollenkorn neben dem ebenfalls vegetativen „Pollenschlauchkern" und als letztabgesonderte Prothalliumzelle die Mutterzelle des Antheridiums, welche schliesslich in die zwei „generativen Zellen" zerfällt, denen oder deren einer die Aufgabe der Befruchtung der Eizelle eines Archegoniums zufällt. Aus der „Keimzelle" geht alsdann der Embryo hervor, der nun abweichend von den Pteridophyten nicht sogleich zur neuen Pflanze auswächst, sondern vom nährstoffreichen Prothalliumgewebe, das alsdann als „Endosperm" bezeichnet zu werden pflegt, umgeben, im Schutze der zur harten „Samenschale" sich umbildenden Integumente eine Ruheperiode durchmacht, aus der erst der Vorgang der „Keimung" (vergl. S. 184) ihn befreit.

Der Generationswechsel ist hier also äusserlich kaum noch erkennbar, da die eine Generation, der haploide Gametophyt, völlig in der Samenanlage des

diploiden Sporophyten (resp. im Pollenkorn) verborgen bleibt. Dass trotzdem diese Gymnospermen eine Fortsetzung der Pteridophytenreihe oder einer ihr parallelgehenden sind, lässt sich, abgesehen von aller anderweitigen Übereinstimmung auch aus einigen Überresten in ihrer Entwickelung erkennen, die sonst unverständlich bleiben würden. Gewisse Gymnospermen, die Cycadeen und Ginkgo, bilden ihre generativen Zellen in Form von Spermatozoiden (2) aus, die in eine kleine am Scheitel des Nucellus dieser Arten gebildete, wässerige Flüssigkeit führende Höhlung, die „Archegonienkammer" vom kurzen Pollenschlauche entleert werden, wo sie die fast unmittelbar daranstossenden Archegonien leicht erreichen können. Man erkennt, dass ohne die Beziehung zu den auf Wasser als Beförderungsmittel ihrer männlichen Organe angewiesenen Pteridophyten die Spermatozoidbildung dieser Pollenschlauch entwickelnden Pflanzen schlechthin unverständlich erscheinen müsste.

Einige besondere öcologische Beziehungen seien hier noch eingefügt. Sie beziehen sich auf die Pollenentleerung der Gymnospermen (3). Da vorher dargelegt ist, dass ein grosser Pollenüberschuss gebildet werden muss, um die ungünstigen Aussichten der „anemophilen", Bestäubung auszugleichen, so ist auch von Bedeutung, dass möglichst gleichzeitig, wenn trockenes sonniges Wetter gute Bedingungen für die Pollenausbreitung gibt, grössere Pollenmengen ausgestreut werden. In Beziehung zu schneller und vollständiger Pollenentleerung steht die Orientierung der Pollensacköffnung je nach der Richtung der Blütenachse. Da die Pollensäcke auf der Unterseite ihrer Microsporophylle stehen, so ist bei aufgerichteter Blütenachse, wie bei Picea, ein der grössten Tiefe der Fächer entsprechender schiefer Längsriss entlang der Scheitellinie am günstigsten für schnelle Entleerung; bei abwärts gerichteter Blütenachse, wie bei Larix und Abies, schauen die Pollensäcke aufwärts, ein schief zur Längsachse des Pollensackes verlaufender Spalt formt sich zu einem „nach unten führenden Ausguss", der die Pollenkörner hinabrollen lässt. Die ebenfalls nach unten stehenden männlichen Blüten von Taxus endlich gleichen nach Öffnung der Pollenfächer einem aufgespannten Regenschirm, in dessen Höhlung die ausgefallenen Pollenkörner liegen bleiben, bis der Wind ihre ganze Masse auf einmal entführen kann.

Literatur.

1. Ausser *Hofmeister* und *Strasburger*, l. c. (cf. S. 263.) *Coulter* and *Chamberlain*. Morphology of Spermatophytes I. II. N. Y. 1909. 1910. Hier ausführlicher die neuere Literatur. *K. Goebel*, Organographie. II. 1902. *H. O. Juel*. Tetradenteilung. *Pringsheim*'s Jahrb. XXXV. 1900. 626. — *W. Belajeff*, Pollenschlauch der Gymnospermen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1891. 280 und 1893. 196. — *E. Strasburger*, Koniferen und Gnetaceen. Jena 1872. — *Derselbe*, Reduktionsteilg. Sitz.-Ber. d. Akad. d. W. Berlin. XVIII. 1904. — *Derselbe*, Chromosomenzahlen und Reduktionsteilg. *Pringsheim*'s Jahrb. XLV. 479. 1908. — *K. Fuji*, Bestäubungstropfen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1903.
2. *S. Hirasè*, Ginkgo biloba. Bot. Centralbl. LXIX. Nr. 2. 1897. — *S. Ikeno*. Cycas revoluta. *Pringsheim*'s Jahrb. XXXII. 1898. — *H. J. Webber*, Spermatogenesis and fecundation of Zamia. U. S. Departm. of agricult. Washington 1901. — *G. J. Chamberlain*, Dioon. Bot. Gaz. 1906. XLII. and Bot. Gaz. XLVII. 215. 1909. — *Derselbe*, Fertilization and embryogeny in Dioon edule. Bot. Gaz. L 1910. — *Otis W. Caldwell*, Microcycas. Bot. Gaz. XLIV. 1907.
3. *K. Goebel*, Pollenentleerung bei einigen Gymnospermen. Flora. 1902. Ergbd. 237.

Angiospermen.

Von den Gymnospermen zu den Angiospermen ist eine weitere starke Reduktion der gametophyten Generation eingetreten. Die Pollenkörner haben ihre vegetativen Prothalliumzellen gänzlich eingebüsst, ihre Antheridium-Mutterzelle wandert hinter dem Pollenschlauchkern her und liefert bei der Teilung lediglich zwei „generative Kerne“ — keine Zellen mehr (1). Der wesentliche öcologische Unterschied im Blütenaufbau ist durch die Einhüllung der Samenanlagen in ihre Fruchtblätter gegeben, die zum „Fruchtknoten“ zusammenschliessen. So können die Pollenkörner nicht mehr direkt zu den Samenanlagen gelangen; sie werden auf der Empfängnisstelle des Fruchtknotens, der „Narbe“, abgeladen und müssen von hier aus durch ihre Pollenschläuche weiter bis zum Embryosacke vordringen.

Aufbau und Entwickelung der Samenanlage gleichen den für die Gymnospermen geschilderten Verhältnissen bis zu dem Punkte, wo die eine aus dem Wettkampf bei der Tetradenteilung der Mutterzelle siegreich hervorgegangene Macrospore ihre Weiterentwickelung zum Embryosacke beginnt. Jetzt aber tritt der haploide Embryosackkern in dreimalige Teilung ein, ohne dass eine Fächerung des Embryosackraumes durch Prothalliumgewebe darauf folgt. Vier Kerne wandern in jedes Ende des Embryosackes. Im oberen, scheitelständigen, der Mikropyle zugekehrten Ende wird eine nur von Plasmahaut umhüllte Eizelle und zwei sog. „Synergiden“ gebildet, im unteren Ende drei „Antipoden“, während die beiden übrigen Kerne sich zum „Embryosackkern“ vereinigen. Eine Rückführung auf die Verhältnisse der Gymnospermen ist am einfachsten, wenn die Eizelle und Synergiden als reduzierte Archegonien aufgefasst werden, deren eines allein fertil geblieben ist, und die Antipoden einem reduzierten Prothallium entsprechen sollen, die Bedeutung des Embryosackkernes tritt erst bei der Befruchtung hervor. Diese (2) erfolgt beim Übertritt des Pollenschlauchinhaltes durch Vermittlung einer der Synergiden, die dabei zugrunde geht. Der eine generative Kern des Pollenschlauches verschmilzt mit dem Eikern; aus der Vereinigung geht die alsbald von einer Cellulosehaut umhüllte Keimzelle hervor, die sich zum Embryo weiter entwickelt. Der zweite generative Kern verschmilzt mit dem Embryosackkern und das Produkt dieser Vereinigung gewinnt die Fähigkeit zu erneuter intensiver Teilung, welche Endospermkerne und -Gewebe liefert. Das Resultat des ganzen Vorganges ist, dass aus der Vereinigung zweier haploider Kerne des Gametophyten der diploide Embryo als Beginn der Sporophyten-Generation hervorgeht. Er ist vorerst in ein Nährgewebe eingebettet, das Endosperm, das hier entgegen dem Verhalten der Gymnospermen erst nach der Befruchtung der Eizelle und nach Verschmelzung des Embryosackkernes mit dem zweiten männlichen Kern gebildet wird. Der aus Umbildung der Integumente entstandenen Samenschale ist der Schutz des Embryos während seiner Ruheperiode anvertraut.

Wie bei den Gymnospermen sich bereits Schwierigkeiten zeigten für die Vereinigung der männlichen und weiblichen Organe, so muss bei den Angiospermen, deren Samenanlagen noch von einem eigenen Schutzbau, dem Fruchtknoten, umhüllt sind, diese Schwierigkeit erheblich wachsen. Die Frage: wie kommen die Pollenkörner auf die Narbe, um die Befruchtung ausführen zu

können, ist also eine wohl berechtigte und erfordert eingehendere Beantwortung.

Bei den Gymnospermen bedurfte es keiner genaueren Blütenbeschreibung; männliche und weibliche Blüten sind dort getrennt, eingeschlechtig, und zwar entweder beide demselben Individuum angehörig, also „monöcisch", oder auf gesonderte Individuen verteilt, „diöcisch" angeordnet. Die Angiospermen dagegen führen der Regel nach „hermaphrodite" Blüten, d. h. sie vereinigen beide Geschlechter in einer Blüte. Ausserdem sind in Gymnospermenblüten keine Hüllblätter vorhanden — von der kleinen Familie der Gnetaceen abgesehen —, Gymnospermenblüten bestehen also nur aus Sporophyllen. Die Angiospermen vereinigen dagegen in ihren Blüten noch weitere als Hülle oder „Perianth" dienende Blattgebilde mit den Sporophyllen, und zwar sind in einer vollständigen Angiospermenblüte zwei Perianthkreise, zwei Microsporophyllkreise und ein Kreis von Macrosporophyllen vorhanden. Die Internodien zwischen diesen alternierend angeordneten Kreisen sind meist ganz reduziert; die Hüllen entweder gleichartig geformt und gefärbt, wie etwa bei der Tulpe, sie heissen alsdann „Perigon", oder der äussere grüne „Kelch" ist von der inneren andersfarbigen „Krone" unterschieden. Die Microsporophylle bestehen aus dem mehr oder minder langen „Filament" oder Träger und zwei durch ein Mittelstück, das „Konnektiv" verbundenen „Theken", die zusammen als „Anthere" bezeichnet werden. Jede Theke enthält 2 Pollensäcke. Die Gesamtheit der Mikrosporophylle wird als „Androeceum" bezeichnet und dem „Gynaeceum" d. h. der Gesamtheit der Makrosporophylle oder Fruchtblätter gegenüber gestellt. Diese schliessen entweder alle zu einem gemeinsamen „Fruchtknoten" zusammen, wie bei den Liliaceen, Solanaceen, Ericaceen und Papaveraceen, das Gynaeceum ist „synkarp", oder jedes Fruchtblatt bildet für sich eine Teilfrucht, wie bei den Ranunculaceen, Magnoliaceen, Anonaceen und Rosaceen, das Gynaeceum ist „apokarp". In bezug auf die übrigen Blütenorgane kann das die Achse abschliessende Gynaeceum „oberständig" sein, es überragt die Insertion der äusseren Blütenkreise wie bei den Ranunculaceen und Liliaceen, oder es ist „unterständig", die äusseren Blütenkreise stehen auf dem Gynaeceum, wie man ihre Reste auf der Johannisbeere, dem Apfel, der Kornelkirsche und den Gewürznelken bemerken kann.

Endlich können alle diese Blütenteile radiär, gleichartig angeordnet sein, einzeln von gleicher Grösse, in regelmässig alternierende Kreise gestellt; die Blüte ist „strahlig" oder „actinomorph" oder „radiär". So ist es der Fall bei der Heckenrose, der Tulpe und der Einzelblüte eines Maiglöckchens, oder bestimmte Organe in der Blüte überragen die anderen an Grösse, ihre Stellung ist nur in Bezug auf eine Achse symmetrisch — meist auf die vertikale Achse — solche Blüten heissen „dorsiventral" oder „zygomorph". Beispiele dafür bieten alle Orchideen, Lippenblütler, wie Salbei, Thymian u. a. und Scrophulariaceen wie Fingerhut, Königskerze usw.

Alle diese ganz kursorisch berichteten morphologischen Verhältnisse stehen in Beziehung zur Blütenöcologie, sie dienen ihrer Mehrzahl nach der „Pollenübertragung" und der „Blütenbestäubung".

Wiederholt man jetzt die Frage nach den Mitteln der Pollenbeförderung, so ist in erster Linie der Luftströmungen zu gedenken, die ja auch bei den

Gymnospermen diesen Dienst versahen. Derartige „anemophile“ Gewächse sind unter unseren Angiospermen recht zahlreich vertreten, in erster Linie sind alle heimischen Waldbäume wie Eiche, Buche, Hainbuche, Birke, Erle, Ulme, ferner



Fig. 28.

Alnus americana mit männlichen und den kurzen, kleinen weiblichen Blütenkätzchen, sowie den vorjährigen Fruchtzapfen, deren Samen entleert sind. 1/1.
Gez. von *K. Wangerin.*

die Pappel, der Walnussbaum, der Haselstrauch anemophil. Mit der Anemophilie hängt auf das innigste der Blütenbau zusammen. Die bereits im Winter aus den Knospen ausgetretenen oder im ersten Frühjahr die Knospenschuppen abwerfenden Blütenanlagen werden fast durchweg als „Kätzchen“

entwickelt, d. h. als hängende Blütenachsen mit sehr zahlreichen, unvollkommenen, eingeschlechtigen Einzelblüten, die meist monöcisch verteilt sind. Einige sonnige Tage im Vorfrühling sind hinreichend, um die Achse der hängenden männlichen Haselinflorescenz zur Streckung und zum Ausstäuben der Pollenmassen zu veranlassen, wie man dies auch nach einigen Tagen ihres Aufenthaltes im Zimmer wahrnehmen kann. Die weiblichen wenigblütigen Kätzchen strecken ihre hochroten, langen, pinsel-federförmigen Narben zwischen den Knospenschuppen zur gleichen Zeit heraus, den Pollen aufzufangen. Die Ulmen sieht man, ebenso wie die Schwarzpappeln und Erlen zu einer mehr oder minder lange der Beblätterung voraufgehenden Zeit ihre Kronen mit reichem Behang von Kätzchen füllen (Fig. 28), deren männliche nach dem Verstäuben in dichten Massen den Boden bedecken, während die weiblichen, bei der Pappel und Ulme wenigstens, ihre Früchte bereits vor oder gleich nach der Beblätterung gereift entlassen können. Die Eichen und Buchen, Hainbuche und Walnuss kommen etwas später, aber doch stets bevor der Laubschmuck ihre Äste und Zweige völlig eingehüllt hat.

Dass alle diese anemophilen Bäume vor der Belaubung blühen müssen, ist darin begründet, dass anderenfalls auch die allergrösste Pollenmenge den Weg zu den immerhin nur kleinen Narben nicht finden könnte, wenn dichtes Laubwerk sie umgibt. Ebenso ist es kaum zufällig, dass die als Unterholz auftretenden Sträucher wie Corylus und bei den Coniferen der Taxus zunächst blühen, solange noch alle höheren Bäume im Ruhezustand verharren. Der Wind würde bereits durch die erwähnte dichte Kätzchenmenge der Bäume gehindert sein, genügend ins Unterholz einzugreifen, wenn die Blütezeit mit derjenigen der hohen Waldbäume zusammenfiele.

Dieser Auffassung scheint die Tatsache zu widersprechen, dass die gymnospermen Fichten, Kiefern und Tannen doch erst im Vorsommer blühen und, dass sie unter allen Umständen belaubt sind. Das ist gewiss zutreffend, doch wolle man beachten, wie die empfangenden weiblichen Zapfen stets an den Spitzen der Zweige sich finden und bei den pyramidalen Gestalten der Fichte und Tanne nur in geringer Entfernung vom Gipfel zur Entwickelung gelangen. Die schmalen Nadeln vermögen einmal den Weg nicht in der Weise zu sperren wie die flachen Laubblätter es tun müssten, andererseits zeugt die Stellung der weiblichen Zapfen dafür, dass hier hauptsächlich aufsteigende Luftströme an warmen sonnigen Tagen die Pollenmassen in die Höhe führen, wo sie ihre Funktion ausüben können.

In grossem Maassstabe findet sich anemophile Pollenübertragung ausserdem bei den Gräsern. Besonders bei den felderweise angebauten Getreidearten ist zur Zeit der Blüte ja eine ungeheure Wolke von Pollenstaub vorhanden, die vom Hauch des Windes bewegt über das wogende Getreidefeld hinstreicht und die überall hervorstehenden langen federigen Narben bestäubt.

Nur bei einigen submersen Wasserpflanzen ist die Pollenverbreitung „hydrophil", d. h. sie ist dem Wasser anvertraut. Bei Zostera marina, dem Seegras z. B. findet die Belegung der Narben durch die langfädigen Pollenkörner im Wasser statt. Das wird dadurch ermöglicht, dass ihr spezifisches Gewicht demjenigen des Wassers gleichkommt. Die Mehrzahl der unter Wasser lebenden

Pflanzen sendet aber doch ihre Blütenorgane über den Wasserspiegel, wie man bei blühender Elodea, Vallisneria, Myriophyllum und Potamogeton leicht beobachten kann. Bei Vallisneria und Elodea lösen sich die männlichen Blüten vom Grunde los und öffnen sich beim Erreichen des Wasserspiegels, worauf die Antheren sofort aufspringen und die weiblichen Blüten bestäuben, die sich zu dieser Zeit genau an der Oberfläche einfinden

Weder die anemophilen noch die hydrophilen Pflanzen besitzen aber derartige Blüten, wie sie vorher als der Mehrzahl der Angiospermen eigentümlich,

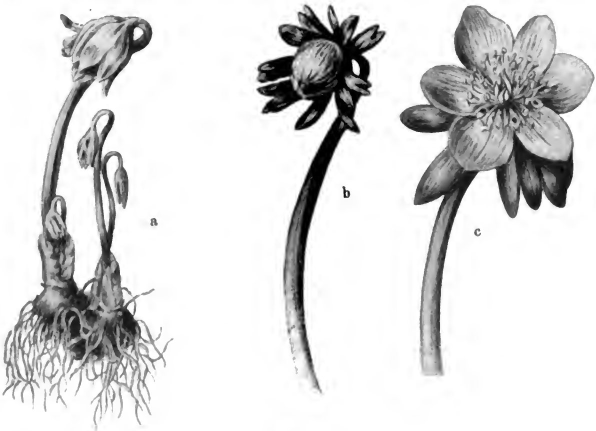


Fig. 29.

a Junge Sprosse von Eranthis hiemalis im Frühjahre aus dem Boden brechend mit durch Nutationskrümmung des Gipfels, geschützter Blütenknospe. b Ältere Knospe kurz vor dem Aufbrechen und c geöffnete Blüte mit den zu Nectarien umgebildeten Kronblättern, die mit dem grossen, als Schauapparat fungierenden Kelch alternieren.

Gez. von *K. Wangerin.*

geschildert worden sind. Diese mit farbigem Perigon oder Blumenkrone ausgestatteten Blüten sind vielmehr auf die Bestäubung mit Hilfe von Tieren angepasst (3), und da spielen vor allem die Insecten die grösste Rolle, die Blüten sind „entomophil". Die bunten Farben der Blütenhülle haben in erster Linie die Aufgabe, die Blüten weithin auffallend zu machen; es sind Schauapparate, welche die Aufmerksamkeit fliegender Insecten wie Bienen, Hummeln, Wespen, Fliegen etc. erregen. Für Eulen und Sphinxe, die in der Nacht umherschwärmen, ist der sich gegen Abend steigernde Duft von Lonicera, Philadelphus etc. ein Anlockungsmittel, wie jenen Tagfliegern die Färbung der Krone und Häufung von nichtgrünen Blüten. In beiden Fällen verhelfen die verschiedenen Blütenausrüstungen den Insecten dazu, ihre Nahrungsquelle in den Honig absondernden

Stellen der Blüten den „Nectarien", oder in dem Pollen selbst zu finden. Die unfreiwillige Gegenleistung dieser Kostgänger bei den Pflanzen besteht darin, dass sie mit ihrem Haarkleide den Pollen der Blüten von einer zur andern tragen und so die Bestäubung vermitteln.

Sehr einfache Verhältnisse zeigt die früheste unserer Frühlingsblumen, Eranthis hiemalis, Fig. 29. Der nackte Stengel endet mit einer Blüte, unter der sich ein ringförmig den Stengel umfassendes, tief geschlitztes Blatt findet, das in der Knospenlage den Schutz der Blütenanlage gegen die überlagernde und zu durchbrechende Erdschicht bildet. Die gelben Blätter des Schauapparates entsprechen dem Kelch und die Blumenkrone ist, wie bei zahlreichen Ranunculaceen (Helleborus, Aconitum), zu Nectarien umgebildet, kleinen

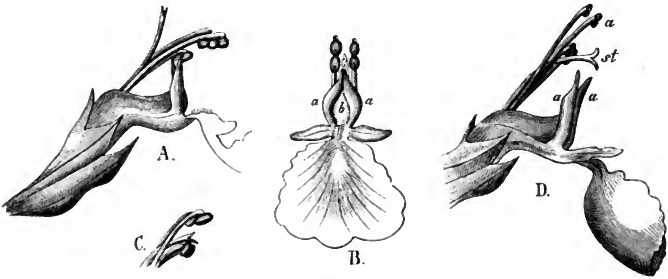


Fig. 30.

Teucrium Chamaedrys nach *H. Müller*, Alpenblumen, S. 309. A Blüte im ersten männlichen Zustande, von der Seite gesehen (mit Hinweglassung des vorderen Teils der Unterlippe). B Blüte im Übergange aus dem männlichen in den weiblichen Zustand, gerade von vorne gesehen. C entleerte Antheren und der sich nach vorne biegende Griffel derselben Blüte von der Seite gesehen. D Blüte im weiblichen Zustand, von der Seite gesehen. a Antheren; aa zwei aufragende Lappen, deren Enden vorne zusammenstossen; b zwischen beiden verbleibender Hohlraum.

taschenförmigen Gebilden, die rings am Rande innerhalb der Kelchblätter mit ihnen alternierend stehen. Zahlreiche Staubblätter und freie Fruchtblätter in der Mitte der geöffneten Blüte dienen als Anflugstelle für die als Bestäuberin hauptsächlich in Betracht kommende Honigbiene, die an ihrem Haarkleide Pollenkörner von Blüte zu Blüte verschleppt.

In diesem Falle ist natürlich auch die Bestäubung mit dem eigenen Pollen der geöffneten Blüte möglich, da Antheren und Narben gleichzeitig gereift sind. Etwas verwickeltere Verhältnisse zeigen die folgenden Fälle Fig. 30. A stellt die Blüte von Teucrium Chamaedrys von der Seite gesehen, dar. Der Griffel ist weit zurückgebogen, seine zwei Narbenschenkel liegen gegeneinander. Die vier Antheren der nach vorne gebogenen Staubblätter sind im fertilen Zustande, lassen also Pollen ausfallen (B. C.). Nachdem die Pollensäcke entleert sind, weichen die Staubblätter langsam nach hinten zurück, während der Griffel

die entgegengesetzte Bewegung macht und sich zwischen den Antheren durch nach vorne wendet. Gleichzeitig öffnen sich seine beiden Narbenschenkel, die schliesslich (D.) an der gleichen Stelle sind, wo vorher die stäubenden Pollenfächer standen. Die Blüte wird von Hummeln besucht, die stets über den beiden aufwärts gerichteten Lappen (aa) den Rüssel einschieben, um den im Grunde der Röhre verborgenen Honig zu erlangen, während sie die Öffnung (b) verschmähen. So kommen beim Besuche jüngerer Blüten die Antheren mit dem Kopf der Tiere in Berührung, den sie mit Pollen bestäuben; besucht dasselbe Tier nachher eine ältere Blüte, so muss der Pollen an der jetzt dieselbe Stelle einnehmenden Narbe abgestreift werden.

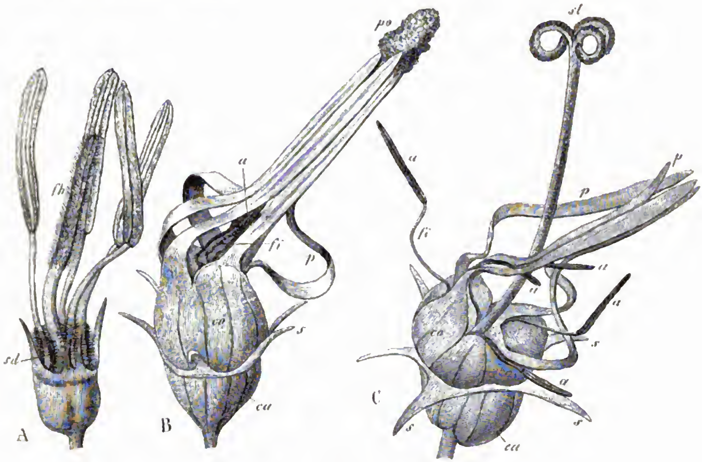


Fig. 31.

Phyteuma Michelii. A Junge Knospe nach Entfernung der Blumenkrone und eines Staubblattes. B Blüte im ersten, männlichen Stadium. C Blüte im zweiten, weiblichen Stadium. Nach *Herm. Müller*, Alpenblumen, S. 406.

Buchstabenerklärung: sd Saftdecke; fb Griffel (Fruchtblatt); a Anthere; fi Filament; po Pollen; p Blumenblatt; s Kelchblatt; ca Kelch; st Narbe; co (Corolle) Blumenkrone.

Noch ein weiteres Beispiel mag hier folgen. Fig. 31 gibt die Entwickelung einer Phyteumablüte wieder. Die Knospe (A) zeigt nach Entfernung der Blumenkrone den Griffel mit festgeschlossenen Narben und starker abstehender Behaarung (Feghaare). Die Antheren lassen ihre Öffnungslinien auf der Innenseite erkennen („introrse" Antheren). (B.). Die Enden der Blumenkronzipfel bilden eine festgeschlossene Röhre, in der die Antheren sich inzwischen geöffnet haben. Ihr Pollen fällt auf den Gipfel des Griffels, der mit seinem Haarbesatz die Antheren gründlich ausputzt. Durch die langsame Wachstumstreckung des Griffels

werden die Pollenkörner auf dem Gipfel der geschlossenen Kronröhre angehäuft, können also von blumenbesuchenden Insecten leicht entfernt werden. Ist der Griffel ans Ende der Röhre gelangt, so beginnen seine drei Narbenschenkel auseinanderzuspreizen und öffnen dadurch die Kronröhre, die mit den in ihr enthaltenen Filamenten und entleerten Antheren hinabsinkt. Die Narben befinden sich jetzt genau an der Stelle des Pollenhäufchens. Diese Blüten stehen in dicht gedrängter Ähre, die acropetale Entwickelung besitzt. Die Insecten sammeln den am Grunde verborgenen Honig, indem sie die Blütenstände von unten nach oben absuchen. So kreuzen sie nicht nur die Blüten einer Inflorescenz unter einander, sondern nehmen stets von den jüngeren, Pollenhäufchen zeigenden Blüten Pollen zu den älteren, weiblichen der nächsten Inflorescenz mit.

Aus diesen in extenso ausgeführten Beispielen lassen sich einige Schlussfolgerungen über die Beschaffenheit des Pollens entomophiler Blüten ableiten. Zunächst muss die Oberfläche der Pollenkörner so beschaffen sein, dass sie wirklich am Haarkleid der Insecten hängen bleiben. Man findet in der Tat, dass sie klebrig oder mit zahlreichen stacheligen Hervorragungen oder überhaupt rauher Oberfläche versehen sind, wodurch sie sich von den glatten und leichten Pollenkörnern anemophiler Planzen erheblich unterscheiden. Unter den insectenblütigen Pflanzen finden sich bei Orchideen, Asclepiadaceen, Ericaceen, Mimosaceen Staubblätter, die ihre Pollenfächer in toto verkleben lassen, oder doch die Körner in Tetraden beieinander lassen, sodass zahlreiche männliche Einheiten auf einmal von den Insecten entführt werden können oder müssen.

Neben dem Nahrungsbedürfnis der Insecten ist auch ihr Fortpflanzungstrieb der Pollenübertragung dienstbar geworden. Das Eierablegen der Aasfliegen in missfarbigen oder übelriechenden Blüten von Aristolochiaceen, Araceen und Asclepiadaceen, — der Gallwespen in den krugförmigen Inflorescenzen von Ficus carica, — der Motte Pronuba in den Fruchtknoten von Yucca filamentosa sind einige Beispiele für die durch den Fortpflanzungstrieb der Insecten bewirkte Bestäubung, auf die nicht näher eingegangen zu werden braucht.

Dass neben den Insecten auch die herrlich gefärbten, zierlichen Kolibris Amerikas und die kapländischen Honigvögel als Blütenbestäuber nachgewiesen sind, ist kurz zu erwähnen. Bewiesen sind derartige „ornithophile" Beziehungen für die hängenden, mit „Nektartöpfchen" versehenen Marcgravia-Inflorescenzen des tropischen Amerika, wo die nach Insecten jagenden Kolibris die Pollenübertragung ausführen, und für Strelitzia reginae, deren eigenartig schöne Blüten in Orange und Azurblau von einem ebenso gefärbten Honigvogel bestäubt werden. Unbedeutender ist der bestäubende Einfluss von Fledermäusen; „chiropterophil" ist die diöcische, kletternde Pandanaceen-Gattung Freycinetia, deren fleischige Deckblätter von Fledermäusen verzehrt werden, endlich sollen Schnecken die Pollenübertragung einiger Pflanzen wie Chrysosplenium, Calla palustris und Aspidistra besorgen, die also als „malakophil" zu bezeichnen wären.

Selbst- und Fremdbestäubung.

In den oben näher ausgeführten Beispielen zeigte sich, dass die Bestäubung mit dem eigenen Pollen durch die Art der Übertragung meist vermieden ward und zwar um so sicherer, je höher und specialisierter der Blütenbau sich erwies.

Und in der Tat ist damit eine allgemeinere Erscheinung aufgedeckt. Wie besonders *Darwin* (4) schon nachgewiesen hat, sucht die Natur auf sehr verschiedene Weise die Selbstbestäubung unmöglich zu machen. Erfolgt sie trotzdem, so ist sie entweder direkt schädlich, wie bei Orchideenblüten, oder sie bleibt ohne jeden Erfolg wie beim Goldregen, oder das Resultat ist minderer Samenansatz als bei Fremdbestäubung, so beim Roggen.

Die den Pflanzen zur Verfügung stehenden Mittel sind einmal verschiedene Reifezeit der beiden Geschlechter einer Blüte. In den beiden vorher betrachteten Fällen von Teucrium und Phyteuma war das männliche Geschlecht vor dem weiblichen derselben Blüte gereift, die Pflanzen waren „protandrisch". Die andere Möglichkeit ist die „Protogynie", d. h. die frühere Reife des weiblichen Geschlechtes, die in sehr deutlicher Weise an den Blütenähren der Plantagoarten hervortritt. In jeder acropetal sich entwickelnden Ähre erkennt man in den jüngeren Blüten die lang herausschauenden Griffelenden, während erst in den untersten die Staubblätter sich zu entwickeln beginnen. Protogynie und Protandrie werden als „Dichogamie" zusammengefasst, dichogame Pflanzen sind sehr häufig, besonders freilich protandrische.

Von Interesse ist es zu sehen, dass der Dichogamie vergleichbare Verhältnisse nicht nur bei den Phanerogamen vorkommen. So führt *Goebel* (5) an, dass die Befruchtung der Archegonien von Selaginella durch Spermatozoiden aus derselben „Blüte" verhindert sei, da erstens die Macrosporangien an der Basis der Blüten, Microsporangien an ihren oberen Teilen sich befinden, die Blüte also protogyn sei, weil ferner nur die Macrosporangien auf grössere Entfernung fortgeschleudert würden, wohin Microsporen allein durch Luftströmungen kaum gelangen könnten und drittens, weil, selbst bei Nebeneinanderliegen von Macro- und Microsporen, diese um ca. 6 Wochen früher keimen, als die Macrosporen.

Eine völlig andere aber zum gleichen Resultat führende Eigentümlichkeit liegt in der „Heterostylie" vor. Darunter versteht man die Entwickelung von Narben und Pollensäcken in verschiedener Höhe. Bei Teucrium wie Phyteuma war die Pollenübertragung daran geknüpft, dass nacheinander Pollen und Narbe in dieselbe Lage zur Blüte gelangen. Bei heterostylen Pflanzen ist nun eine differente Lage der Sexualorgane vorhanden. Blüten mit hochstehender Narbe besitzen tiefliegende Antheren und umgekehrt, so dass Griffellänge und Filamentlänge sich stets verschieden kombinieren. Meist sind damit weitere Verschiedenheiten verknüpft, so sind die Pollenkörner langgriffeliger Blüten kleiner als diejenigen kurzgriffeliger, umgekehrt die Narbenpapillen der langgriffeligen länger als diejenigen der kurzgriffeligen. Es ist nun klar, dass ein und dasselbe Insect stets nur in einer bestimmten Höhe Pollen fortzutragen und wieder abzusetzen vermag, wodurch die aus langstieligen Antheren herrührenden Pollenkörner auf langgriffelige Narben gelangen müssen usw. Nur diese „legitime" Bestäubung ergibt die bestmöglichen Resultate für Samenansatz und ist stets jeden anderen „illegitimen" Kombination überlegen. Fig 32 führt den Fall von Lythrum Salicaria vor, wo nicht nur „dimorphe" sondern „trimorphe" Blüten vorliegen, also drei verschiedene legitime Kombinationen möglich sind, wie sie in Fig. 33 angedeutet werden. Es verdient übrigens hervorgehoben zu werden,

dass bereits *Sprengel* die Heterostylie beobachtet hatte, wenn auch ihre öcologische Bedeutung erst von *Ch. Darwin* richtig erkannt worden ist (6).

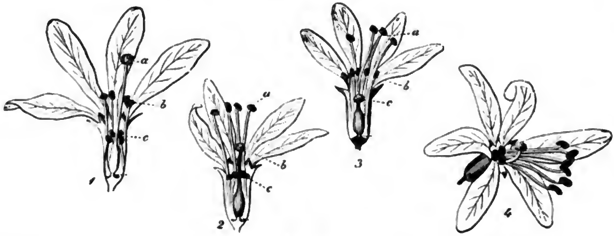


Fig. 32.

Lythrum Salicaria in den verschiedenen heterostyl-trimorphen Blütenformen nach *H. Müller*. 1 Langgriffelige Blüte. 2 Mittelgriffelige Blüte. 3 Kurzgriffelige Blüte. 4 Mittelgriffelige Blüte in natürlicher Stellung. a Staubblätter und Griffel grösster Länge; b Staubblätter und Griffel mittlerer Länge; c Staubblätter und Griffel geringster Länge.

Neben Dichogamie und Heterostylie wäre endlich noch die „Herkogamie" zu erwähnen. Von Herkogamie spricht man in allen den Fällen, wo die Lage von Antheren und Narben zueinander derart ist, dass der Pollen unmöglich

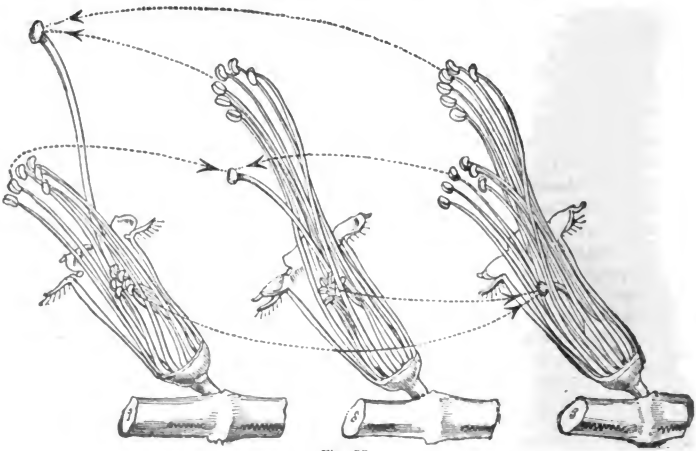


Fig. 33.

Lythrum Salicaria in den drei Blütenformen. Die möglichen legitimen Verbindungen durch Pfeillinien bezeichnet.
Nach *Ch. Darwin*.

mit der Narbe in Berührung kommen kann. Alle herkogamen Blüten sind also ohne Beihilfe von Tieren zur Unfruchtbarkeit verurteit. So ist bei den



Fig. 34.

Lonicera alpigena. Vorderes weggestrecktes Kronblatt als Anflugstelle. Vordere Aussackung der Kronröhre Nectarium.
Nach *Knuth.*

Orchideen die Festheftung der Pollinarien derartig, dass sie ohne Hilfe von Insecten nicht aus ihrer Lage oberhalb der Narbe entfernt werden können, und ede Selbstbefruchtung dauernd ausgeschlossen bleibt; ebenso sind die Pollinien

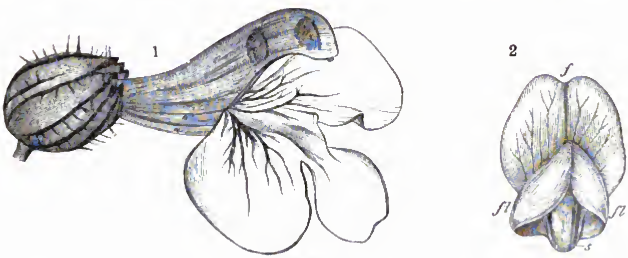


Fig. 35.

1. Pedicularis verticillata. Unterlippe als Anflugstelle. 2. Hippocrepis comosa. Flügel (fl) und Schiffchen (s) sind Anflugstellen. Fahne (f) Schauapparat.
Nach *Knuth.*

bei Asclepias derartig hinter der Nebenkrone geborgen und mit ihren Klemm-Körperchen festgeheftet, dass ohne Mithilfe von Tieren eine Befreiung aus der Lage ausgeschlossen erscheint. Viel einfacher und ebenso sicher ist bei Iris Selbstbestäubung verhindert, da ihre drei Antheren von den breiten petaloiden Narbenschenkeln völlig verdeckt und abgeschlossen werden.

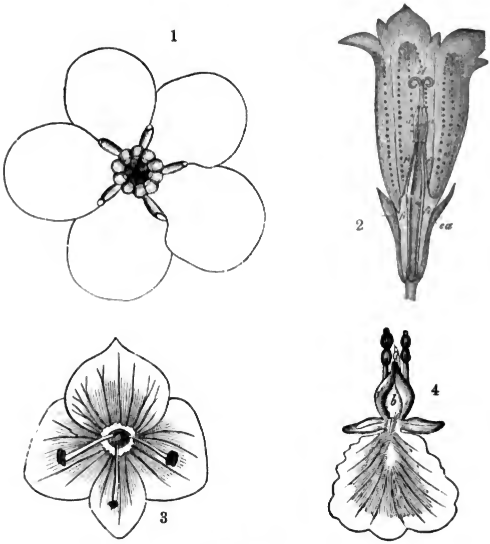


Fig. 36.

1. Ringförmiges Saftmal von Myosotis alpestris. 2. Flecken-Striche von Gentiana acaulis. 3. Strichzeichnung und ringförmiges Saftmal von Veronica Chamaedrys. 4. Strichzeichnung auf der Unterlippe von Teucrium Chamaedrys. fi Filament; ca Kelch.
Nach *Knuth*.

Um noch auf weitere allgemeine Bedingungen der Insectenbestäubung hinzuweisen, mögen hier einige Beziehungen der Blütenform und Färbung mit Rücksicht auf den Insectenbesuch Erwähnung finden. Da fast nur fliegende Insecten in Betracht kommen können, sind deren Lebensgewohnheiten vielfach in der Blütenform zum Ausdruck gelangt. Z. B. kann man leicht beobachten, dass die Sphingiden frei vor den Blüten schwebend ihren langen Rüssel in die Blumenkrone hineintauchen. Abgesehen davon, dass solche „Schwärmerblüten" erst gegen Abend sich öffnen und zu duften beginnen, sind die Nectarien tief im letzten Ende der langen Kronröhre z.B. von Lonicera periclymenum geborgen. Die Blüten von Lilium Martagon hängen frei nach abwärts, ohne eine Anflugstelle

zu gewähren, die Antheren sind bei beiden Pflanzen nur an einem Punkte befestigt, also frei schaukelnd aufgehängt, so dass der Körper der Schwärmer leicht vom ausfallenden Pollen getroffen werden kann.

Die Mehrzahl der blütenbesuchenden Insecten wie Bienen, Hummeln, Wespen, Fliegen bedürfen dagegen einer Anflugstelle, auf der sie sich zuerst niederlassen können. Meist dient die Unterlippe der Labiaten-, Scrophulariaceen- etc. Blüten dazu, so zeigt z. B. Lonicera alpigena eines ihrer Kronblätter, das nach

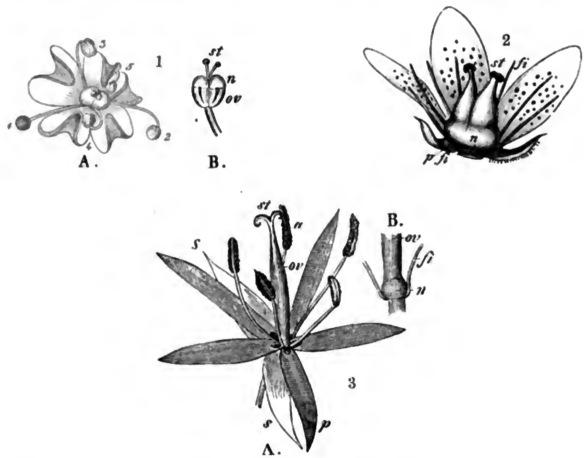


Fig. 37.

Freiliegender Honig n. 1. Pimpinella rubra. 2. Saxifraga aspera. 3. Gentiana lutea. fi Filament; p Blumenblatt; ov Fruchtknoten; st Narbe; s Kelchblatt; a Anthere; n Nectarium. Nach *Knuth*.

unten sieht, weit abgespreizt, Fig. 34, als Anflugstelle für Wespen, die in der vorderen bauchigen Aussackung zugleich das Nectarium finden. Die Pedicularis-Blüte, Fig. 35, hat ihre Unterlippe, diejenige von Hippocrepis ihre seitlichen Flügel und das darunter geborgene Schiffchen als Anflugstelle.

Vielfach erhalten die Insecten durch Striche oder Punktreihen abweichender Färbung einen Hinweis nach der Honigquelle, Fig. 36; in anderen Fällen liegt das Nectarium so offen da, dass die glänzende Oberfläche der Nectar aussondernden Flächen weithin ins Auge fällt (Fig. 37).

Kleistogamie.

Merkwürdigerweise haben zahlreiche Pflanzen neben derartigen normalen durch Wind oder Insecten bestäubten Blüten noch eine andere Blütenform, die

sich nicht öffnet, sondern geschlossen bleibt und einer, auf bestimmter Stufe ihrer Entwickelung plötzlich gehemmten Blüte entspricht. Derartige Blüten werden im Gegensatze zu den normalen „chasmogamen“ Blüten als „kleistogame“ bezeichnet. Nach *Goebel* (7) kommen kleistogame Blüten bei den dazu neigenden Pflanzen stets dann zur Entwickelung, wenn die Pflanzen unzureichend ernährt werden, sei es, dass zu wenig Aschenbestandteile oder Lichtmangel die Ursache davon sind. Pflanzen mit Neigung zur Bildung kleistogamer Blüten neben den chasmogamen sind Impatiens und Violaarten, Lamium amplexicaule (Fig. 38), Salvia cleistogama, Stellaria-Arten, Oxalis acetosella, Cardamine chenopodifolia, Specularia perfoliata, Juncus bufonius etc. Lediglich kleistogame Blüten hat Polycarpon tetraphyllum.

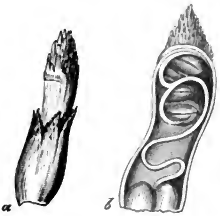


Fig. 38.
Lamium amplexicaule. Kleistogame Herbstblüte. a geschlossen; b längs durchschnitten.
Nach *Hildebrand*.

Die kleistogamen Blüten bringen regelmässig Samen, da die Pollenkörner meist noch innerhalb der Pollenfächer liegend ihre Schläuche austreiben, die zu den Samenanlagen vordringen und die Befruchtung vollziehen. So stellt die Kleistogamie eine grosse Sicherheit für die Verbreitung der betreffenden Arten dar, besonders in solchen Fällen, wo die Befruchtung der chasmogamen Blüten bisweilen ausbleibt.

Parthenogenesis, Apogamie, Aposporie.

Es ist vorhin festgestellt worden, dass bei Gymnospermen wie Angiospermen der von den Pteridophyten überkommene Generationswechsel normalerweise fortgesetzt wird. Die Pflanze d. i. der Sporophyt, ist diploid; bei der Tetradenteilung zur Bildung von Microsporen oder Pollenkörnern, wie Macrosporen oder Embryosack tritt Reduktionsteilung ein. Die gametophyten Zellen, Pollenkorn und Embryosack, speziell auch generative Zellen resp. -Kerne und Eizelle sind haploid. Durch ihre Vereinigung geht die Bildung des Embryo als Beginn der neuen diploiden Sporophytengeneration von statten.

Kennt man nun Tatsachen, welche eine Abänderung dieses festbegründeten Generationswechsels darstellen? Gewiss, die drei oben aufgestellten Worte der Kapitelüberschrift sind derartige Fälle.

„Parthenogenesis“ heisst die Entwickelung eines unbefruchteten Eies zur fertigen Pflanze. Der Begriff der Eizelle umfasst, wie eben nochmals festgestellt ward, den einer haploiden Zelle. Es müsste also die haploide Eizelle sich zum Sporophyten entwickeln können, der unserer Erfahrung nach diploid zu sein pflegt. Es scheint, dass Chara crinita dem Verhalten wirklicher Parthenogenesis entspricht, da die weibliche Pflanze allein stetig eine grosse Menge von Oosporen produziert, die ohne befruchtet zu sein, keimfähig sind und neue Charapflanzen hervorbringen. Nach den Untersuchungen von *Strasburger* (8) darf man annehmen, dass die ganze Pflanze von Chara crinita, also auch

die Eizelle, haploid ist. Doch scheidet dieser einzige bekannte Fall von Parthenogenese, für die obige Fragestellung aus, da Chara keinen Generationswechsel besitzt. Die Angaben von *Saxton* (Bot. Gaz. 47. 406. 1909) über Parthenogenesis bei Pinus Pinaster sind doch noch zu wenig überzeugend dafür, dass etwas anderes als eine gelegentliche, in ihren Ursachen unbekannte Missbildung vorliege.

„Apogamie“ heisst „Geschlechtsverlust“ oder „Zeugungsverlust“ (9), wie *de Bary* sagt, der den Ausdruck geprägt hat für die Aussprossungen junger Sporophyten auf Farnprothallien mit Umgehung der Geschlechtsorgane; nach dem ersten Beobachter nennt man sie auch wohl „*Farlow*'sche Sprossung“. Die Chromosomenzahl ist inzwischen untersucht worden von *Farmer* und *Digby* (10) für Lastrea pseudo-mas var. polydactyla Wills. und es stellte sich heraus, dass die Prothallien haploide Kerne mit 64—66 Chromosomen führen. Archegonien werden nicht, Antheridien wenig gebildet. Dagegen sieht man benachbarte vegetative Zellen ihre Kerne in die Länge ziehen und schliesslich einen zum anderen übertreten und schliesslich miteinander verschmelzen. Auf diese Weise entstehen diploide Kerne mit Chromosomenzahlen erheblich über 100, wenn auch eine sichere einheitliche Zahlenangabe nicht gemacht wird. Stets konnte festgestellt werden, dass die „*Farlow*'schen Sprossungen“ aus Zellen mit diploiden Kernen bestehen, die also auf die geschilderte Weise zustande gekommen sein werden.

Eine scheinbare Ausnahme von dieser Regel, dass Gametophyten haploid, Sporophyten diploid sind, macht nach den Angaben von *Yamanouchi* (11) der apogam entstandene Sporophyt von Nephrodium molle, der haploid sein soll, da er die Zahl des Gametophyten direkt übernimmt. Auf diesen Fall ist später noch (vergl. S. 296) zurückzukommen.

In anderer Weise tritt die Apogamie bei Marsilia (12) auf, wo neben normalen haploiden Prothallien mit dementsprechenden haploiden Eizellen im Archegonium, auch diploide Prothallien und diploide, demnach befruchtungsunfähige Eizellen sich finden, die sich apogam weiter zum Sporophyten entwickeln, auch den Zutritt von Spermatozoiden durch Nichtöffnung des Archegonhalses unmöglich machen.

An dieses Verhalten der apogamen Marsilien schliessen nun zahlreiche phanerogame Pflanzen an, die eine Chromosomen-Reduktion bei der Teilung ihrer Macrosporenmutterzelle unterdrücken. Sie führen daher an Stelle einer normalen, haploiden Gametophyten-Generation nur diploide Kerne im Embryosack, können der Befruchtung ihrer Eizelle entraten und sich apogam weiter entwickeln. Die Gametophyten-Generation wird demnach vollkommen übersprungen. Derartige Pflanzen liegen z. B. vor in Antennaria alpina (13), Alchimillaarten (14), Thalictrum (15), Hieracium (16) u. a. Freilich sind Unterschiede insoferne vorhanden, als z. B. Hieracium neben der apogamen Entwickelung auch normale Embryosäcke mit haploider Eizelle zu bilden vermag.

„Aposporie“ endlich tritt in typischer Form an Farnen derart auf, dass an Stelle von Soris oder überhaupt an den Blättern der Sporophyten-Generation Prothallien gebildet werden (17). Da die Chromosomenreduktion erst bei der Teilung der Sporenmutterzellen einsetzt, so sind diese aposporischen Prothallien wohl

sicher diploid und die fast notwendige Folge, falls die Entwickelung überhaupt weitergeht, wäre Apogamie der auf den diploiden Prothallien entstehenden Archegonien. Zu demselben Schluss kommen auch *Farmer* und *Digby* (18), die eine Verbindung von Apogamie und Aposporie bei einer ganzen Anzahl von Farnen beobachten konnten.

Wie sich die diploiden, aposporisch aus Moossporogonen erzogenen Protonemata und Moospflänzchen verhalten würden, falls die Versuche von *Elie* und *Emile Marchal* (19) eine Befruchtung derartiger Pflänzchen ergeben sollten, konnte man gespannt sein zu erfahren. Die Fortführung der Untersuchungen lehrte eine Differenz zwischen den diöcischen und monöcischen Pflanzen kennen. Diöcische diploide Moospflanzen sind der Befruchtung nicht fähig, ebensowenig untereinander, wie gegenüber einer haploiden Pflanze des anderen Geschlechts.

Um so merkwürdiger ist es, dass monöcische diploide Pflanzen, die in Zellgrösse, Kerngrösse usw. deutlich von den haploiden unterscheidbar sind, sich genau wie haploide Pflanzen verhalten, fruchtbar sind und so eine existenzfähige, dauernde, doppelchromosomige Rasse darstellen. Diese Unterschiede beruhen vielleicht darauf, dass wie die Verfasser hervorheben, auch in der Natur die Möglichkeit vorliegt, dass nach Beschädigung der Sporogone durch Tiere oder dergl. aus der Seta diploide Protonemata hervorsprossen, die bei monöcischen Eigenschaften des Mooses zu diploiden Rassen führen müssen.

Die jetzt vorhandene Möglichkeit tetraploide Pflanzen zu erhalten, ist ausgenutzt worden, diese haben aber bisher noch nicht fructifiziert, so dass die Frage, ob octoploide Sporophyten möglich sein werden, noch offen bleibt.

In dem höchst eigenartigen, durch *Rosenberg* klargestellten Fall von Hieracium, wo die Macrosporentetrade durch eine vegetative Zelle verdrängt wird (20), ist wiederum apogame Weiterentwickelung der einzig bleibende Ausweg. So führt die Aposporie notwendig in den Circulus vitiosus hinein, indem auch jeder Generationswechsel schwinden muss.

Stellt man nun die Frage nach der „öcologischen Bedeutung des Generationswechsels“, so wird diese sich am deutlichsten zeigen müssen, wenn man die niedrigste Stufe eines typischen Generationswechsels ins Auge fasst. Das würde also die Moose treffen. Bei den Moosen folgt die zweite Generation, der Sporophyt, direkt auf den Sexualakt und übermittelt die aus der Vermischung zweier Eltern sich ergebenden Eigenschaften sogleich einer grossen Zahl von Nachkommen, die aus seinen Sporen hervorgehen werden. Da die digene oder geschlechtliche Fortpflanzung eine selbständig auftretende Erscheinung ist, könnte man also in der Erzielung einer sehr reichen, bald erzeugten Nachkommenschaft die wesentliche Bedeutung des Generationswechsels suchen. Durch die bei Pteridophyten und Phanerogamen mehr und mehr zunehmende Lebensdauer der Sporophyten wird freilich der Zeitraum, der zwischen Sexualakt und Erzeugung der Sporen- resp. der Micro- und Macrosporen eingeschoben ist, stetig verlängert und diese für die Moose augenscheinliche Bedeutung des Generationswechsels verwischt. Doch lässt sich die Sache vielleicht auch von einem anderen Gesichtspunkte aus betrachten, wenn man die noch nicht zu einem eigentlichen Generationswechsel gelangten Pflanzenklassen mit in Betracht zieht.

Für die Diatomeen seien nur die besser bekannt gewordenen Grundformen (21) angeführt, die Pennatae also, während die Fortpflanzungsverhältnisse der Centricae, der Planktonformen, weiterer Aufklärung bedürfen. Bei diesen Pennatae ist in jedem sexuell verlaufenden Fall der Auxosporenbildung, wie bei den Naviculaceen, Nitszchieen, Surirellen, Cocconeïs etc. eine Tetradenteilung der beiden in Copulation tretenden Mutterzellen zu beobachten. Zwar werden in keinem Falle soweit bekannt ist, alle vier Tochterkerne wirklich zu Sexualkernen entwickelt, sondern in der Mehrzahl der Fälle je zwei, bei Surirella (und der noch weiter reduzierten Cocconeïs) nur je einer, während die übrigen je 2 resp. je 3 als sogenannte Kleinkerne aus der Entwickelung ausgeschaltet werden. Doch ist an dem Charakter dieser Tetradenteilung als einer Reduktionsteilung nicht zu zweifeln. Es folgt daraus, dass die vegetativen Zellen der Grunddiatomeen diploide Kerne besitzen müssen; die Gameten dagegen haploide, die in der Zygote wiederum zu diploiden ergänzt werden.

Während sich nun Spirotaenia genau so verhält wie diese Grunddiatomeen, ist für Mesotaenia und Cylindrocystis, wie für die Desmidiaceen und Zygnemaceen die Reduktionsteilung hinter den Sexualakt eingeschoben. Bei den Mesotaeniaceen werden alle vier reduzierten Kerne zur Bildung je eines Keimlings verwendet, bei den Desmidiaceen zwei und bei den Zygnemaceen nur einer. Die vegetativen Zellen der Conjugaten sind haploid, nur die Zygote besitzt diploiden Kerncharakter. Daher sind hier die vegetativen Zellen stets, wenn die äusseren Bedingungen hergestellt werden (22), copulationsfähig. Bei den grünen Algen zeigten die diploiden Oosporen von Oedogonium und Coleochaete (vergl. S. 259) Tetradenteilung unter Chromosomenreduktion, doch wird diese verwertet zu einer Vermehrung der Verbreitungsmöglichkeiten. Also ist hier bereits das für die Moose hervorgehobene öcologische Verhältnis vorhanden, dass die aus digener Fortpflanzung resultierende Vermischung der Eigenschaften sogleich einer grösseren Zahl von Nachkommen übermittelt wird, nur dass bei Oedogonium, usw. die diploide Generation auf eine Zelle, die Zygote oder Oospore, beschränkt bleibt, bei den Moosen aber, zum Sporogon sich entwickelnd, eine längere Dauer erhält.

Einen grossen Anlauf zu diesem Ziele, der längeren Dauer einer diploiden Generation, sieht man ja dann bei den Dictyotaceen (vergl. S. 259) und ebenso nach der vorgetragenen Auffassung (vergl. S. 260), bei den Florideen genommen, der aber, abgesehen von den Anklängen daran, bei verschiedenen Pilzen keine weitere Fortsetzung findet.

Wenn man nun bei den Moosen das öcologische Verhältnis von Gametophyt und Sporophyt vergleicht, so erkennt man, dass hier die diploide Generation in einer dauernden Abhängigkeit von der haploiden bleiben muss, auf deren Hilfe sie für Ernährung wie in jeder anderen Beziehung angewiesen ist. Wie man sich nun auch die Überleitung der Moose zu den Pteridophyten denken mag — eine direkte Brücke fehlt ja doch offenbar — so ist hier das Verhältnis der Abhängigkeit des Sporophyten vom Gametophyten immerhin für die frühesten Entwickelungsstadien der Keimpflanze noch vorhanden, schwindet aber bei Ausbildung des ersten Blattes. Die oben dargestellten, relativ wenig zahlreichen, verschiedenen Ausnahmefälle des Hin- und Herschwankens der Diploidie zwischen Sporophyten (in den normalen Fällen) und Gametophyten (bei Apo-

gamie (Marsilia, Nephrodium) und Aposporie) könnten also vielleicht als atavistische Rückschläge, auf ein zwischen Moosen und Farnen liegendes unbekanntes Entwickelungsstadium hinweisen.

Vollkommen regelmässig herrscht die Alternation eines diploiden Sporophyten und eines unselbständig gewordenen haploiden Gametophyten bei den Gymnospermen, für die kein sichergestellter Fall von Apogamie bekannt sein dürfte, während bei Angiospermen mehr und mehr Vorgänge zur Kenntnis gelangen, die ein Vordringen der diploiden Generation in das Gebiet des haploiden unselbständigen Gametophyten bedeuten.

Ein solcher Überblick, wie er hier versucht war, ergibt, dass mit Hilfe der von *Strasburger* (23) in den Vordergrund gebrachten Anschauungen über die verschiedene Bedeutung und Wertigkeit haploider und diploider Generationen neue Gesichtspunkte für die Bedeutung des Generationswechsels gewonnen werden können, dessen Aufgabe die immer weitere Verschiebung des Schwerpunktes im Pflanzenleben nach Seite der mehrchromosomigen Generation zu sein scheint. Der von *R. von Wettstein* (24) entwickelte Gedanke, dass der Generationswechsel „als Folge einer Anpassung an das Leben in zwei in Bezug auf den Feuchtigkeitsgehalt verschiedenen Medien" erscheine, mag ansprechend sein, wenn man die Betrachtung, wie er es tut, auf den typischen Generationswechsel von den Bryophyten aufwärts beschränkt. Es scheint mir jedoch, dass man die analogen Erscheinungen bei den dauernd im Wasser bleibenden niederen Formen der verschiedenen Algen nicht ausschliessen darf, und somit für die betreffenden Klassen in dem Generationswechsel sehr wohl eine Erleichterung für den Übergang zum Landleben anerkennen kann, ohne seine Bedeutung darin erschöpft zu sehen.

Literatur.

1. *E. Strasburger*, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. *Pringsheim's* Jahrb. XLV. 479. 1908.
2. *S. Nawaschin*, Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bull. Acad. des sc. de St. Pétersbourg. 1898. Nov. — *Derselbe*, Befruchtungsvorgänge bei einigen Dikotyledonen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1900. 224. — *L. Guignard*, Anthérozoids et double fécondation. Comptes rendus. Paris 1899. — *E. Strasburger*, Doppelte Befruchtung. Bot. Ztg. II. Abt. 1900. 293.
3. *Chr. Konr. Sprengel*, Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. 1793. *Ostwald's* Klassiker der exakten Wissenschaften. Nr. 48—51. Leipzig 1894. — *Herrm. Müller*, Befruchtung der Blumen durch Insecten. Leipzig 1873. — *Derselbe*, Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insecten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig 1881. — *P. Knuth*, Handbuch der Blütenbiologie. I—III. Leipzig 1898—1905.
4. *Charles Darwin*, Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Übers. *V. Carus*. II. Aufl. Stuttg. 1899. — *Derselbe*, Verschiedene Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Übers. *V. Carus*. II. Aufl. Stuttg. 1899. — *Derselbe*, Verschiedene Einrichtungen durch welche Orchideen von Insecten befruchtet werden. Übers. *V. Carus*. II. Aufl. Stuttg. 1899.
5. *K. Goebel*, Archegoniatenstudien. IX. Sporangien, Sporenverbreitung und Blütenbildung bei Selaginella. Flora. 88. Bd. 1901. S. 207.
6. Vergl *Knuth*, Handbuch l. c. I. 55.

7. *K. Goebel*, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biolog. Centralbl. XXIV. 673. 1904.
8. *E. Strasburger*, Einiges über Characeen und Amitose. *Wiesner* Festschrift. 1908. 40.
9. *A. de Bary*, Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Ztg. 1878. 449.
10. *J. B. Farmer* and *L. Digby*, Studies in apospory and apogamy in ferns. Ann. of bot. XXI. 161. 1907.
11. *Shigéo Yamanouchi*, Apogamy in Nephrodium. Bot. Gaz. XLV, 298. 1908.
12. *E. Strasburger*, Apogamie bei Marsilia. Flora. 97. B. 1907. 123.
13. *H. O. Juel*, Vergl. Unters. über typische und parthenogenet. Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kg. Svensk. Vet. Akad. Handlingar XXIII. 15. 1900. 20.
14. *E. Strasburger*, Die Apogamie der Eualchimillen. *Pringsheim's* Jahrb. XLI. 88. 1904.
15. *J. B. Overton*, Über Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens. Ber. d. D. Bot. Ges. 1904. 274. Daselbst weitere Arbeiten des Verf.
16. *O. Rosenberg*, Hieracium. Ber. d. D. Bot. Ges. 1906. 157. — *C. H. Ostenfeld* und *O. Rosenberg*, Experim. and cytolog. Studies in the Hieracia. II. — *O. Rosenberg*, Apogamy in Hieracia. Bot. Tijdkrift, 28. 1907. 143. Dort frühere Literatur.
17. *K. Goebel*, Aposporie bei Asplenium dimorphum. Flora. Ergbd. 1905. 239. Hier Verzeichnis der älteren Literatur.
18. *J. B. Farmer* and *L. Digby*, Studies in apospory and apogamy in ferns. Ann. of. Bot. XXI. 161. 1907.
19. *Elie* et *Emile Marchal*, Aposporie et sexualité chez les mousses. I. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 765. 1907. *Dieselben*, II. ibidem. Nr. 12. 1909.
20. *O. Rosenberg*, (Experimental and cytological studies in the Hieracia by *Ostenfeld* and *Rosenberg*) II. Cytological studies on the apogamy in Hieracium. Bot. Tidschrift. 28. I. 143. 1907.
21. *G. Karsten*, Diatomeen der Kieler Bucht, l. c. und Auxosporenbildung von Cocconeis, Surirella und Cymatopleura. Flora 87. 1900.
22. *G. Klebs*, Bedingungen der Fortpflanzung. 1896. 227 ff.
23. *E. Strasburger*, Apogamie bei Marsilia. Flora. 97. Bd. 1907. 166 ff. — *Derselbe*, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histologische Beiträge. VII. Jena 1909. — *Derselbe*, Chromosomenzahlen. Flora. 100. 1910.
24. *R. von Wettstein*, Handbuch der syst. Bot. 2. Aufl. I. 250. 1910.

Bastardbildung.

Die Bedeutung der digenen oder sexuellen Fortpflanzung ward vorhin darin gefunden, dass die beiden Kerne der männlichen und weiblichen Geschlechtszelle, deren Chromosomen als Träger der Eigenschaften anzusehen sind, miteinander verschmelzen. In der Regel werden ja die Geschlechtszellen von Individuen derselben Art abstammen, sie sind daher mit etwa den gleichen Eigenschaften behaftet und werden diese um so getreuer dem Sexualproduct übermitteln können. Doch sind auch Pflanzen mehr oder minder naher Verwandtschaft imstande, ihre Sexualzellen zur Vereinigung zu bringen. Das Product dieser Verbindung heisst alsdann „Hybride“ oder „Bastard“.

Durch die absichtliche Kreuzung verschiedenartiger Pflanzen miteinander suchte *Koelreuter* (1) die damals noch bestrittene Geschlechtlichkeit der Pflanzen zu erweisen, da ja Bastarde Eigenschaften der beiden Elterpflanzen in sich vereinigen, also Zwischenformen darstellen mussten.

Diese Voraussicht erweist sich in vielen Fällen als zutreffend; so z. B. ergibt die Kreuzung rotblühender und weissblühender Pflanzen von Mirabilis Jalappa eine rein rosa blühende Mittelform, welche also Eigenschaften von Vater und Mutter zu gleichen Teilen besitzt. Man spricht dann von „homodynamen" Bastarden. In anderen Fällen aber gleicht die „Hybride" mehr einer der beiden Elterformen und man hat einen „heterodynamen" Bastard, der entweder dem Vater oder der Mutter mehr ähnlich sieht. Dass trotzdem die Eigenschaften des unterdrückten Elters in der Hybridenform vorhanden sind, erkennt man, wenn Samen des Bastardes, die durch Bestäubung der Hybriden untereinander erzielt sind, wieder ausgesät und zur Blüte gebracht werden. Um das erstgenannte Beispiel weiter zu verfolgen, so ergibt die zweite Bastardgeneration zwar eine Menge von rosablühenden Individuen, daneben aber die beiden Ausgangsformen, also rein weiss und rot blühende Pflanzen, und zwar bei Aussaat aller erzielten Samen in dem Verhältnis = 50% rosa : 25% weisse : 25% rote = 2 : 1 : 1. Da dieses Verhältnis in allen weiteren, unter den gleichen Bedingungen erzogenen Generationen dasselbe bleibt, während die rein roten und weissen, unter sich gekreuzt, konstant rot resp. weiss geworden sind, so müssen die rosa Pflanzen stets mehr und mehr zurücktreten. Diese „Spaltungsregel" wird nach ihrem Entdecker *G. J. Mendel* (2) die „Mendelsche Spaltungsregel" genannt, die, lange Zeit unbeachtet geblieben von *de Vries* (3), *Correns* (4) und *Tschermak* (5) fast gleichzeitig wieder gefunden ist.

Wie verhält sich nun ein heterodynamer Bastard in dem genannten Falle? Nimmt man z. B. 2 Erbsenrassen, die sich dadurch unterscheiden, dass die Rasse A gelbe Kotyledonen besitzt, B grüne Kotyledonen, so zeigt sich in der Bastardgeneration, dass alle Erbsen gelb geworden sind. Die beiden Merkmale sind nicht gleichwertig, sondern gelb ist das stärkere; *Mendel* nennt es das „dominierende". Das andere unterlegene, in der Bastardgeneration völlig ausgefallene, heisst das „recessive" Merkmal. Bei Bestäubung des Bastardes unter sich ergibt die zweite Generation ein Wiederauftreten des recessiven Merkmals in 25%, des dominierenden in 75%, also 1 : 3. usf. In diesen 75% müssen nach dem was vorher bei Mirabilis festgestellt werden konnte, 25% rein gelbe und 50% mit grün-gelb vorhanden sein, bei denen jedoch nur das dominierende Merkmal, also gelb, zum Ausdruck gelangen kann. Diese zweite Regel ist die *Mendel*sche „Prävalenzregel".

Die Erklärung für dieses Verhalten ergibt sich daraus, dass die beiden verschiedenen Anlagen gelb und grün in den Sexualkernen des Bastardes in gleicher Zahl vorhanden sein werden, es treffen also bei ihrer Vereinigung nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung ebenso oft gleiche, wie ungleiche Anlagen aufeinander, also je 50%, davon entfällt auf gelb 25%, grün 25%, gelb + grün 25%, grün + gelb 25%. Da nun in den beiden letzten Fällen gelb dominiert, entstehen in Summa 25% rein gelb, 50% gelb (+ grüne), 25% grün.

Unterscheiden sich endlich die Erbsen noch in einem zweiten Merkmalspaar, z. B. gelbe Kotyledonen und runzelige Samenschale, grüne Kotyledonen und glatte Samenschale, so spricht man von „Dihybriden" gegenüber den vorherigen „Monohybriden. Seien gelb und glatt die dominierenden Merkmale, so sind in der Bastardgeneration alle Samen gelb und glatt, in der zweiten

Generation dagegen tritt Spaltung der Merkmale ein und es ergeben sich gelb-glatte : grün-glatten : gelb-runzeligen : grün-runzeligen im Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1. Es zeigt sich also, dass die Merkmale in diesem Falle unabhängig von einander sich vererben können und somit imstande sind, durch andere Kombinierung ganz neue Formen zu bilden, im vorliegenden Falle gelbe-glatte Samen und grüne-runzelige, also zwei vorher nicht vorhandene Kombinationen. Diese dritte Regel ist die *Mendel*'sche Regel der „Autonomie der Merkmale".

Dass Bastardierung nicht lediglich auf die Vereinigung differenter Sexualzellen beschränkt ist, sondern dass unter Umständen auch vegetative Vereinigung zweier Pflanzen durch Aufeinanderpfropfen als Reis und Unterlage Mittelformen entstehen lassen kann, geht aus dem Vorkommen von Pflanzen wie Cytisus Adami hervor, einem angeblichen „Pfropfbastard" aus Cytisus Laburnum und C. purpureus, wie der sog. Bronveauxbastarde, die Mittelformen von Mespilus germanica und Crataegus monogyna darstellen (6). In den letzten Jahren hat *H. Winkler* (7) sich mit der Herstellung von Pfropfhybriden zwischen Tomate und Nachtschatten beschäftigt; doch sind diese Arbeiten noch keineswegs abgeschlossen, so dass die näheren inneren Bedingungen für die Einwirkung der beiden vereinigten vegetativen Sprosse aufeinander noch nicht deutlich erkennbar sind. Doch scheint sich nach den letzten Angaben von *Winkler*, *Baur* und *Strasburger* herauszustellen, dass es sich um „Periklinalchimären", d. h. aus zwei differenten Pflanzen in der Weise verschmolzene Formen handelt, dass ihre beiderseitigen Gewebe im Vegetationspunkt sich periklinal überlagern. Von dieser Deutung nimmt *Winkler* nur noch einen seiner „Pfropfbastarde" Solanum Darwinianum aus, der ein wirklicher „Verschmelzungs-Pfropfbastard" sein soll, entstanden aus der Verschmelzung einer Nachtschatten- und einer Tomatenzelle, mit darauf folgender Chromosomen-Reduktion.

Die „Entstehung neuer Pflanzenformen" ist, wie aus dem über Bastarde Gesagten hervorgeht, einmal durch Bastardierung möglich, doch kann nach den *Mendel*'schen Spaltungsgesetzen in der freien Natur, wo ja die reine Bestäubung meist ausgeschlossen sein wird, ihre dauernde Erhaltung kaum erwartet werden. Nun pflegen aber auch innerhalb einer Art mehr oder minder grosse individuelle Unterschiede aufzutreten, die vererbt werden können unter der Voraussetzung, dass die abweichenden Individuen ausgewählt und abgesondert weiter kultiviert werden. Auf diese Weise ist die Auswahl und Kultur unserer Nutzpflanzen stets vorgenommen, und ihre Eigenschaften nach den für den gerade vorliegenden Zweck sich ergebenden Zielen hin mehr und mehr entwickelt worden.

Auf solche Tatsachen baut sich die Theorie von *Ch. Darwin* (8) über die Entstehung neuer Arten auf. Es liegt einmal eine gewisse Variation unter den Nachkommen einer Mutterpflanze vor, diese Variationen vererben sich und die fehlende Auslese durch den Menschen ersetzt die Natur, welche aus der viel zu grossen Zahl der Nachkommen die best ausgerüsteten allein bestehen lässt, während alle minder geeigneten im „Kampf ums Dasein" untergehen müssen (Selektionstheorie).

Während nun der Mensch durch stete Ausmerzung der nicht bei der Züchtung von Pflanzen gewünschten Merkmale sehr wohl seinen Zweck erreichen kann, ist es die Frage, ob die Natur wirklich ebenso zu arbeiten vermag. Da

ergibt sich denn bald, dass viele Eigenschaften, die den Pflanzen weder direkt nützlich noch schädlich sind und doch zu den charakteristischen Eigentümlichkeiten gehören, sich der „Naturzüchtung" entziehen müssen. So kommen von der kleinen Frühlingspflanze Draba verna auf demselben Fleckchen, also unter gleichen natürlichen Bedingungen, zahllose verschiedene Formen vor (9), die sich in Behaarung, genauer Blütenform, Ausbildung der Blattrosette und anderen kleineren Unterschieden verschieden verhalten und auch von verschiedenen Forschern unter verschiedene Arten subsumiert worden sind. Die kleinen Unterschiede sind konstant vererbbar, aber sie sind nicht der Naturzüchtung unterworfen, da für die einzelnen Verschiedenheiten kein Nutzen oder Schaden zu eruieren ist, wie ja auch alle untereinander unter denselben Bedingungen gleich gut gedeihen. Derartige Merkmale, auf die die Naturzüchtung ebensowenig Einfluss hat, wie auf zahlreiche andere, bezeichnete *Naegeli* (10) als „Organisationsmerkmale". Nützlichkeit oder Schädlichkeit für die Pflanze selbst dagegen spielt bei den „Anpassungsmerkmalen" eine Rolle, auf die infolge dessen die Naturzüchtung fast unbegrenzten Einfluss hat, wie z. B. aus der völligen Gleichförmigkeit der oft kaum auf den ersten Blick zu unterscheidenden Stammsucculenten aus den ganz verschiedenen Familien der Cactaceen, Euphorbiaceen und Asclepiadaceen hervorgeht, um nur einen frappanten Fall zu nennen. Wenn aber nach *Darwin* derartige Anpassungsformen durch langsames Summieren kleiner Differenzen schliesslich solche Vollkommenheit erreichen sollen, so ist das wiederum wenig wahrscheinlich, da die Wirkung stets erst von der Erreichung einer gewissen Vollkommenheit abhängig bleiben wird.

In Bezug auf die Variabilität sind nun ebenfalls noch erhebliche Einwände gegen die *Darwin*'sche Theorie zu machen. Das Wesentliche für die Entstehung neuer Arten ist jedenfalls die Möglichkeit, neu aufgetretene Merkmale auch zu vererben, was jedoch durchaus nicht regelmässig geschieht, wie folgendes, aus dem Gebiete der Nutzpflanzen entnommenes Beispiel zeigen wird. Die ja gerade bei uns in Deutschland in grossem Maasstabe kultivierten Zuckerrüben besassen zu Beginn ihrer Inkulturnahme einen durchschnittlichen Zuckergehalt von 7—8 %. Indem man nun durch Polarisation den Zuckergehalt ermittelte und besonders zuckerreiche Individuen zur Samenanzucht verwendete, wurde die gewünschte Eigenschaft bereits in wenigen Generationen derart gesteigert, dass der durchschnittliche Zuckergehalt auf 15,5 % stieg, und dass das Maximum schon 21 %, ja 26 % unter besonderen Bedingungen erreicht hat. Sowie aber diese sorgfältige Auswahl unterbleibt, sinkt der Zuckergehalt wieder rapide auf das alte Niveau zurück. Es ist also keine dauernde neue Eigenschaft damit für die Pflanze gewonnen, sondern nur die Zuchtwahl verbürgt die Höhe des Zuckergehaltes.

Diese Variationen, welche nicht nur in inneren Eigenschaften, sondern ebenso im äusseren Habitus sich zeigen können, die aber von steter, mit Rücksicht auf die betreffenden Eigenschaften erfolgender Auslese abhängig bleiben, sind demnach für die Entstehung neuer Arten nicht brauchbar. Es sind das die sogenannten „individuellen" oder „fluktuierenden Variationen", die sehr häufig auftreten, bis zu einem gewissen Grade steigerungsfähig sind, aber eigentlich keinerlei neue Eigenschaften mit sich bringen, da sie nicht qualitative, sondern nur quantitative Unterschiede bedingen. Freilich scheint in einigen

Fällen diese quantitative Steigerungsfähigkeit erbliche Eindrücke zu hinterlassen, doch sprechen andere Erfahrungen auch wieder dagegen, so dass hier ein weiteres Eingehen sich erübrigt.

Von dieser fluktuierenden Variation ist scharf zu unterscheiden die „spontane Variation“ oder die „Mutation“, die sprungweise geschieht und von vorneherein vererbbare Unterschiede liefert. Diese Erscheinung ist besonders von *Korschinski* (11), der sie als „Heterogenesis“ bezeichnete und von *de Vries* (12) untersucht worden. Der letztere beobachtete bei der Kultur von Oenothera-Arten, dass unter sehr zahlreichen Exemplaren von Oenothera Lamarckiana, die er seit dem Jahre 1886 in immer neuen Generationen zog, Abweichungen verschiedener Art sich bemerkbar machten, die sich als vererbbar erwiesen. Es schien damit eine Art gefunden, die sich in einer Periode reichlichen Mutierens befand. Nur eine Form sei hier eingehender behandelt. Oenothera gigas benannte *de Vries* eine der relativ selteneren Mutationsformen. Die Pflanze erwies sich von vorneherein als erheblich grösser und kräftiger als die Stammform O. Lamarckiana. Ihre Kronblätter sind breiter, die Früchte nur halb so lang, aber ebenso dick wie diejenigen der Lamarckiana; die weniger zahlreichen Samen grösser und schwerer als bei der Stammform. Die ganze Pflanze ist gedrungener, der Stamm kräftiger, noch in der Blütenregion von fast dem doppelten Durchmesser der Lamarckiana. Die beiden Pflanzen sind bereits als Keimlinge deutlich unterscheidbar und bleiben es in allen Entwickelungsstadien. Alle Merkmale sind in der zweiten, dritten und vierten Generation, die den reinen Samen des einzigen zunächst entstandenen Exemplares entstammten, genau nachgeprüft, so dass *de Vries* sich von der Konstanz der neuen Art überzeugen konnte. — Nun wäre es ja freilich in der freien Natur sehr wenig wahrscheinlich, dass das einzige Mutationsexemplar unter 40000 Sämlingen sich hätte rein erhalten können, doch hat *de Vries* dieselbe Form bei späteren Aussaaten noch einige Male wieder bekommen, wenn es auch aus verschiedenen Ursachen nicht gelang, diese Exemplare zu erhalten, so dass immerhin die Möglichkeit vorliegt, auch mehrere Individuen zugleich entstehen zu sehen.

Da ist es denn von Interesse, dass man auch Mutationen kennen gelernt hat, die ausserhalb der Kultur selbständig zustande gekommen sind. Das bezieht sich auf die von *Solms* (13) genauer beschriebene Capsella Heegeri Solms, die spontan als Mutationsform der bekannten und allverbreiteten Capsella bursa pastoris auf dem Messplatze bei Landau aufgetreten ist. Die Unterschiede beziehen sich hauptsächlich auf den völlig abweichenden Bau des Fruchtknotens, der morphologisch und anatomisch ganz andere Verhältnisse bietet, als die Stammpflanze, worüber das Nähere an der angeführten Stelle zu vergleichen wäre.

Wie kann man nun aber sich derartige Mutationen zustande gekommen denken? Einiges Licht darauf werfen die vergleichenden Untersuchungen der Oenothera gigas und ihrer Stammform mit Bezug auf Kernverhältnisse und Bastardierungsmöglichkeiten, über die *de Vries* (14) bereits selber berichten konnte.

Die Untersuchung der Oenotheren auf ihre Kerne hin ist zweimal durch verschiedene Beobachter *A. Lutz* und *R. R. Gates* mit demselben Resultate erfolgt. Die Zahl der Chromosomen beträgt bei Oenothera Lamarckiana 14, dagegen besitzt Oenothera gigas 28, obgleich für beide ja dasselbe Samenaus-

gangsmaterial vorlag. Da diese völlig sicheren Feststellungen sich auf den Sporophyten beziehen, so ergibt sich hier, dass Oenothera gigas im Verhältnis zur Stammform als „tetraploid“ zu bezeichnen wäre, dass demnach die Sexualzellen, deren Funktionsfähigkeit ja erwiesen ist, Lamarckiana gegenüber diploid sein müssten. *Gates* (15) fand nun, dass die ganzen Zellen der Gigas den tetraploiden Kernen entsprechend grösseren Umfang besitzen als bei Lamarckiana; und zum Teil auch abweichende relative Dimensionen. Er schliesst dann weiter: „Diese beiden Faktoren a) Zunahme in Kern- und Zellumfang, bedingt durch oder zugleich eintretend mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl und b) Veränderungen in den relativen Dimensionen der Zellen in einigen Fällen werden offenbar verantwortlich zu machen sein für alle Unterschiede zwischen Oenothera gigas und O. Lamarckiana. Es gibt augenscheinlich keine neuen oder weiter hinzutretenden Merkmale für Oenothera gigas, nur die Verdoppelung ihres Chromosomensatzes kann die erste Veränderung gewesen sein.“ *Gates* denkt sich dies derart, dass in dem befruchteten Ei eine Chromosomenteilung eingetreten sei, der keine völlige Kern- noch Zellteilung folgte (vergl. jedoch *J. M. Geerts* lc.). Diesem Gedankengange schliesst auch *Strasburger* (16) sich an, der bei Wickstroemia indica ähnliche Verhältnisse angetroffen hatte und er erinnert daran, dass dieselbe Möglichkeit bereits von *Rosenberg* (17) für die Entstehung der Apogamie der Hieracien in Betracht gezogen war.

Lebhaftes Interesse muss nun die Frage erregen, wie sich diese tetraploide Pflanze bei der Bastardierung mit einer diploiden verhalten wird. Die Arbeit von *Gates* in der Bot. Gaz (l. c.) gibt darüber Aufschluss. Oenothera lata × O. gigas besitzt 21 Chromosomen, 7 mütterlicher-, 14 väterlicher Herkunft. Bei der Reduktionsteilung erhält die Hälfte der Sexualzellen 10, die andere Hälfte 11 Chromosomen. Doch kommen auch Individuen mit nur 20 Chromosomen vor, bei denen dann auf jede Sexualzelle 10 Chromosomen entfallen. Diese Bastarde wären also als „triploide“ Formen zu bezeichnen.

Strasburger weist in seiner Arbeit darauf hin, dass *Rosenberg*'s (18) Untersuchungen über den Bastard Drosera longifolia × rotundifolia ganz analoge Verhältnisse kennen gelehrt haben. Drosera rotundifolia hat 20, Drosera longifolia 40 Chromosomen. Man kann also auch hier Drosera longifolia als tetraploid auffassen und es zeigt sich, dass der Bastard triploid wird.

Charakteristisch ist nun, dass sich auch in den tetraploiden Kernen stets paarweise Anordnung der Chromosomen antreffen lässt, niemals zu vieren geordnet, und in den triploiden Kernen werden neben den paarweise liegenden homologen Chromosomen auch isolierte Chromosomen auftreten müssen, wie die Figuren von *Rosenberg* und *Gates* zeigen.

Dass ja in den Moosuntersuchungen von *Elie* und *Emile Marchal* ebenfalls die neben einander existenzfähigen haploiden und diploiden, ja tetraploiden Rassen eines Mooses bekannt geworden sind, sei hier als Analogon nochmals erwähnt.

Schliesslich ist auch noch auf die Möglichkeit hinzuweisen, die *R. R. Gates* andeutet und die *Strasburger* als berechtigt anerkennt, dass der vorhin (vergl. S. 287) erwähnte, bisher isoliert stehende Ausnahmefall der haploiden Chromosomenzahl in dem durch Apogamie entstandenen Sporophyten von Nephrodium molle (19) dadurch sich würde beseitigen lassen, dass der

normale mit 128—132 Chromosomen ausgestattete Sporophytenkern als tetraploid angesehen wird. Die Zahl von 64—66 Chromosomen im abnormen Prothallium und Sporophyten würde dann immer noch diploid sein können. In jedem Falle aber sind hier weitere Aufklärungen notwendig.

Wenn vorhin bei Besprechung der Öcologie des Generationswechsels betont werden konnte, dass die mehrchromosomige Generation sich als die vordringende erweist, vor der die haploide an Terrain verliert, so hat diese Bewegung bei noch weiterer Anhäufung von Chromosomen doch keine Aussicht auf Ausdehnung, da sie schliesslich allem Anscheine nach stets zur Apogamie der Eizelle führt

Literatur.

1. *D. Joseph Gottlieb Koelreuter*, Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen nebst Fortsetzung 1. 2. u. 3. 1761—66. *Ostwald's* Klassiker der exakt. Wissensch. 41.
2. *Gregor Joh. Mendel*, Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verh. des Naturf.-Ver. zu Brünn. IV. 1866.
3. *H. de Vries*, Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. d. D. Bot. Ges. XVIII. 83. 1900.
4. *C. Correns*, *G. Mendel's* Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. d. D. Bot. Ges. XVIII. 159. 1900.
5. *E. v. Tschermak*, Zeitschr. für landwirtsch. Versuchswesen in Österreich. 1900.
6. *F. Noll*, Die Pfropfhybriden von Brouveaux. Sit.-Ber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde. Bonn 1905. Sep. — *Derselbe*, Neue Beobachtungen an Laburnum Adami. ibidem. 1907. Sep. — *E. Strasburger*, Typische und allotypische Kern teilung. *Pringsheim's* Jahrb. XLII. 1. 1905. — *Derselbe*, Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. *Pringsheim's* Jahrb. XLIV. 482. 1907.
7. *Hans Winkler*, Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. d. D. Bot. Ges. XXV, 1907. 568. — *Derselbe*, Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. D. Bot. Ges. XXVIa. 1908. 595. — *Derselbe*, Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Zeitschr. f. Botanik. I. 315. 1909. — *Derselbe*, Über die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropf-Bastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Zeitschr. f. Botanik. II. 1. 1910. — Vergl. dazu *E. Strasburger*, Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. d. D. Bot. Ges. XXVII. 1909. 511. — *E. Baur*, Referat darüber und über *H. Winkler*, 1909. Zeitschrift für indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre. III. 1910. S. 111 und Seite 223. — *E. Baur*, Wesen und Erblichkeitsverhältnisse der „varietates albomarginatae hort" von Pelargonium zonale. Ibidem I. 1909. 330. — *H. Winkler*, Über das Wesen der Pfropfbastarde (Vorl. Mitteilung). Ber. d. D. Bot. Ges. 28. 1910. S. 116. — *Derselbe*, Referat über *W. Heuer*, Pfropfbastarde etc. in Zeitschr. f. Bot. II. 766. 1910. — *E. Baur*, Sammel-Referat in Zeitschr. f. induct. Abstammungslehre. IV. 147. 1910. — *Derselbe* und *H. Winkler*, Entgegnungen. Zeitschr. f. Bot. III. 198. 1911.
8. *Ch. Darwin*, Entstehung der Arten im Tier- und Pflanzenreich durch natürliche Züchtung. Übers. *H. G. Bronn*. Stuttg. 1860.
9. *F. Rosen*, Systematische und biologische Beobachtungen über Erophila verna. Bot. Ztg. 1889. 565. Ders. Ber. d. D. Bot. Ges. XXVIII. 1910.
10. *Carl von Naegeli*, Mechanisch-physiolog. Theorie der Abstammungslehre. München—Leipzig 1884. S. 326. etc.
11. *S. Korschinsky*, Heterogenesis und Evolution. Flora. Ergbd. 1901. 240.
12. *Hugo de Vries*, Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich. I u. II. 1901—1903.
13. *H. Graf zu Solms Laubach*, Cruciferenstudien. I. Capsella Heegeri. Bot. Ztg. 1900. 167.

14. *Hugo de Vries*, Bastarde von Oenothera gigas. Ber. d. D. Bot. Ges. XXVI a. 1908.
15. *Reg. Ruggles Gates*, The behavior of the chromosomes in Oenothera lata × O. gigas. Bot. Gaz. 48, 1909. 179. — *Derselbe*, The stature and Chromosomes of Oenothera gigas. Archiv f. Zellforschung. III. 525 1909. — *J. M. Geerts*, Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von Oenothera lata. Ber. D. Bot. Ges. XXIX. 160. 1911.
16. *E. Strasburger*, Chromosomenzahl. Flora. 100. Bd. 410. 1910.
17. *O. Rosenberg*, Cytological studies on the apogamy in Hieracium, l. c. 168.
18. *O. Rosenberg*, Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia. — Kungl. Svensk. Akad. Handlingar. XLIII. 11. Stockholm 1909.
19. *Sh. Yamanouchi*, Apogamy in Nephrodium. Bot. Gaz. XLV. 1908. 303 ff.

Frucht- und Samenverbreitung.

Bei der Betrachtung über die asexuelle Fortpflanzung (S. 253) wird bereits der Unterschied zwischen der Verbreitungsweise höherer und niederer Pflanzen hervorgetreten sein, dass nämlich die ersteren hauptsächlich durch Ausläufer, Brutkörperchen, Aussprossungen sich verbreiten, die zu sofortigem Weiterwachsen geeignet sind, aber alle doch nur auf die Ausbreitung in der nächsten Umgebung der Mutterpflanze Aussicht bieten können. Diesen Pflanzen ist die Samenbildung das einzige Mittel, grössere Entfernungen von ihrer Bildungsstätte aus zu erreichen. Umgekehrt werden die — durch Teilung ihrer vegetativen Zellen, durch Konidienbildung, Sporangienabschleuderung (Pilobolus) oder sonstige asexuelle, durch Austrocknen nicht abzutötende Organe sich mit dem Staube verbreitenden — Bacterien, Cyanophyceen, Diatomeen, grünen, einzelligen Algen, Schimmelpilze, wie Mucor, Penicillium und Aspergillus mit Hilfe dieser Propagationsmittel in weit geeigneterer und massenhafterer Weise überallhin gelangen können, als durch ihre sexuelle Fortpflanzung, soweit sie eine solche besitzen. Hier sind die Oosporen, Zygosporen, Pilzfrüchte und Myxomyceten-Fruchtkörper vielmehr für Überdauern einer ungünstigeren Vegetationszeit oder Einhalten einer Ruheperiode geeignete Zustände als gerade Ausbreitungsmittel. So hat die niedere Pflanze besondere Mittel einmal zum Überwinden von Ruheperioden, andererseits für energische Verbreitung während der Vegetationszeit; die Gymnospermen und Angiospermen — in gewisser Weise auch die Moose und Farne, soweit ihre Sporen länger keimfähig bleiben — haben in ihren hochorganisierten Früchten und Samen Organe, die für weiteste Ausbreitung und darauffolgendes Überdauern von Ruheperioden gleichmässig geeignet erscheinen und ihre Ausrüstungen dafür sind äusserst mannigfach.

Besondere „Schleuderorgane" für Früchte oder Samen sorgen vielfach dafür, dass die Samen nicht in der unmittelbaren Nähe der Mutterpflanze verbleiben. Direkte Anwendung erhöhten Turgordruckes bleibt wohl auf das Auspressen von Ascosporen aus den Schläuchen der Ascomyceten beschränkt (1) und erfolgt simultan (Discomyceten, Erysiphe) oder stossweise nacheinander (Pyrenomyceten). Die ebenfalls auf Mitwirkung von Turgor beruhende Abschleuderung des Samen saftiger Früchte setzt eine durch stärkere Turgescenz ausgezeichnete Schicht der Fruchtwandung voraus (2), deren Druckdifferenz gegen benachbarte, nicht durch Turgor gespannte, schliesslich das Aufplatzen der Frucht und Fortschleudern ihrer Samen bedingt (so bei Impatiens noli tangere, Cyclanthera explodens), oder deren Fruchtwandung derart auf den

turgescenten Inhalt drückt, dass er bei Ablösung der Frucht vom Stiele mit den Samen weit auseinandergeschleudert wird. (Ecballium Elaterium.)

Ungleich häufiger finden sich hygroskopische Öffnungsmechanismen, so bei fast allen Kapselfrüchten, bei den Hülsen der Leguminosen, den Schoten der Cruciferen etc. Z. B. wird an den einfächerigen, auf schwankem Stiel gipfelständigen Mohnkapseln unter dem überragenden Dach der Kapsel-Oberfläche durch Zurückklappen der Fruchtblattspitzen eine Reihe kleiner Öffnungen geschaffen, durch die bei jeder Bewegung des Stieles einige der frei im Hohlraum liegenden reifen Samen hinausbefördert werden. Die elastisch aufspringenden

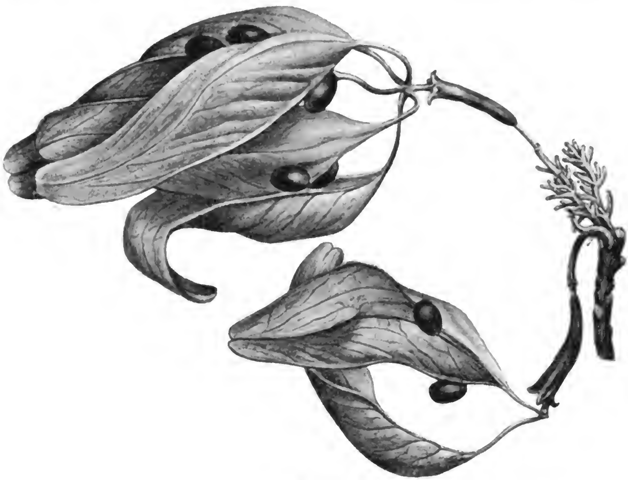


Fig. 39.

Firmiana colorata. Zweig mit Früchten. Erklärung im Text.
Gez. von *K. Wangerin.*

Leguminosenhülsen, wie Wistaria und Calliandra, mögen ebenso ihren Samen eine gewisse Anfangsgeschwindigkeit erteilen, wie die unter lautem Knall auseinanderplatzende Frucht von Hura crepitans. Der durch Kohäsion des Füllwassers in Bewegung gesetzte Schleudermechanismus von Polypodiaceen und anderen Farnsporangien fand bereits früher Erwähnung (S. 268), ebenso die hygroskopischen auf Einzelausstreuung der Sporen hinwirkenden Peristome der Laubmoossporogone (S. 266).

Der weitaus am häufigsten für Samenverbreitung in Anspruch genommene Faktor ist der Wind. Durch Luftströmungen verbreitete Organe sind vielfach von ausserordentlich geringer Grösse und Gewicht, sie bedürfen alsdann keiner

weiteren besonderen Ausrüstung. Pteridophytensporen genügen dieser Anforde-derung in vielen Fällen, freilich werden sie wohl noch erheblich unterboten von Orchideensamen, deren Gewicht z. B. für Dendrobium attenuatum von *Beccari* auf ungefähr $^1/_{200}$ Milligramm bestimmt werden konnte (3). Derartige leichte Gebilde bedürfen keiner besonderen Flugausrüstung; allerdings musste bei der Keimungsbiologie (S. 201) auf die äusserst dürftige Ausstattung solch leichter Samen in Bezug auf mitgegebene Nährstoffe hingewiesen werden. Andererseits wird diese Ungunst mehr als aufgewogen durch die ungeheuere Menge der in einer einzelnen Frucht hervorgebrachten Samen, die z. B. für die grossen Stanhopea-Kapseln gewiss nach Millionen zählen.

Im übrigen ist das allgemeine Bauprinzip für Früchte oder Samen, die durch den Wind verbreitet werden, möglichste Volumvergrösserung. Entweder werden breite Segel als Angriffsflächen ausgebildet, wie bei den Ahornfrüchten, den Deck- und Vorblättern der Hainbuche, den Hochblättern unserer Linden, die den ganzen Fruchtstand mit sich nehmen, wenn ein starker Windstoss sie im Hochsommer von dannen führt. Zahlreiche Chenopodiaceen wie Atriplex, Salsola, Suaeda, Anabasis, u. a.; die Leguminosen: Platypodium, Pterocarpus, Machaeriumarten, Myroxylon Pereirae, die in Fig. 14a—d (S. 195) dargestellten Dipterocarpaceenfrüchte u. a. bieten zahlreiche Beispiele dafür, dass Fruchthülse und -Stiel, Kelchblätter und Perigon in der mannigfaltigsten Weise zu Flugorganen umgebildet werden. Die Fig. 39 zeigt an Firmiana colorata wie die Fruchtblätter der früh sich öffnenden Sterculiaceenbalgfrucht zu häutigen, netzadrigen Gebilden umgeformt sind, die bei der Samenreife leicht einzeln von ihrer Ansatzstelle am Fruchtstiel losgelöst der Verbreitung durch den Wind auf das beste zu dienen vermögen.

Häufiger noch als bei ganzen Früchten sind Flughäute als Samenanhänge zu finden. Unsere Kiefern und Fichten spalten eine dünne Lamelle der Oberflächenschicht ihrer Fruchtschuppe als „Samenflugorgan" ab. Einige Bromeliaceen, Dioscorea, Syringa, Rhododendron, Aeschinanthus und Cinchona tragen mehr oder minder grosse Flügel oder Flugränder, besonders ausgezeichnet sind aber in der Beziehung viele Bignoniaceen, und die Cucurbitacee Zanonia macrocarpa, deren breite und leichte Flügel wie Seide glänzen und dem in der Mitte sitzenden, gut ausbalancierten Samen gestatten, beim leisesten Windhauch weite Strecken durch die Luft dahin zu schweben.

Eine fast ebenso häufige Form der Flugorgane bietet die Entwickelung eines „Haarkelches", „Pappus", wie bei den Compositenfrüchtchen von Arnica, Hieracium, Crepis etc.; besonders wirksam wird ein solcher, wenn er nach dem Abblühen auf einem Stiele emporgehoben, einem aufgespannten Fallschirm ähnlich, seine Haarkrone nach allen Seiten abspreizt, wie bei Taraxacum, Lactuca, Tragopogon u. a. Seine Bedeutung als Flugorgan wird besonders in solchen Fällen deutlich, wo er erst nach der Blüte an den jungen Früchtchen zur Entwickelung gelangt, wie bei Valeriana und Centranthus. In anderer Weise sind die Haarschöpfe der Bromeliaceen-Asclepiadaceen-, Apocynaceen- und vieler Gesneriaceensamen wirksame Flugorgane, event. bei Eintritt feuchten Wetters zugleich Befestigungsmittel an Baumästen oder dem Erdboden. Die massenhaften Samen unserer Pappeln und Weiden mit ihrem Haarkleide fallen im Vorsommer bisweilen zur Last, auf Alpenmatten sieht man die Samen von Salix repens

u. a. bisweilen ganze Flächen mit schneeigem Weiss bedecken; die Haarbüschel der Eriophorumarten bilden einen eigenartigen Schmuck unserer torfigen Sümpfe, und die durch Kultur und stete Zuchtwahl zu erheblicher Länge gesteigerte Behaarung der Baumwollsamen dient für die Pflanze ebenfalls nur demselben Bedürfnis möglichster Samenverbreitung.

H. Dingler (4) hat die Fallverzögerung, die solche Flugorgane den Samen erlauben, untersucht und gefunden, dass im Vergleich zum freien Fall im luftleeren Raume die mit Haarschuppen versehenen Früchte der Artischocke bereits in der ersten Sekunde das Sechsfache gebrauchen, während die Zahl für jene geflügelten Zanoniasamen und ähnliche das Dreissigfache erreichte.

Bei den Strandgewächsen (5) spielen die Meeresströmungen die Ausschlaggebende Rolle für die Frucht- und Samenverbreitung. Schwimmfähigkeit und Widerstandsfähigkeit gegen die Einwirkungen des Salzwassers sind die notwendig zu erfüllenden Bedingungen für diese Beförderungsart. Der bekannteste Typus derartiger Früchte ist die Cocosnuss, deren äusseres derbfaseriges Gewebe einmal das Schwimmen ermöglicht, zweitens die spröde harte Steinschale vor dem Zerschelltwerden beim Anprall an Felswände bewahrt und deren Keimfähigkeit durch das Meerwasser nicht beeinträchtigt wird. Ähnlich verhalten sich Nipa fruticans, Pandanusarten, Cerbera Odollam, Barringtonia speciosa, Lumnitzera-arten, Scyphiphora hydrophyllacea, Ipomoea pes caprae, Terminalia Catappa, Heritiera litoralis, Carapa moluccensis und C. obovata uud Scaevola Koenigii. Die viviparen Angehörigen der Mangrovevegetation, deren Keimung früher besprochen ward (S. 196), sind ebenfalls schwimmfähig und so erklärt sich die gleichförmige Besiedelung der Küsten im ganzen Bereich des Indischen Oceans, dem diese Formen angehören, nur durch ihre Fruchtverbreitung mit Hilfe der Meeresströmungen.

Eine dritte Möglichkeit der Frucht- und Samenverbreitung bietet die Tierwelt. Besonders die Vögel sind für manche Pflanzen unentbehrlich für die Verbreitung ihrer Samen. Die Häufigkeit der Mistel, Viscum album, im ganzen Mitteleuropa wird bedingt durch die Vorliebe, welche Amseln und andere Vögel für diese, gerade im sonst nahrungsarmen Winter sich bietenden Früchte besitzen, ebenso werden Hedera Helix, Sambucus nigra, Prunus avium bei uns lediglich durch die verschiedensten Vögel so allgemein verbreitet. Bezeichnend für die gegenseitige Anpassung von Tier- und Pflanzenwelt ist z. B., dass das einzige nicht giftige Organ am Eibenbaum der intensiv rote Arillus ist, der von Vögeln, z. B. Amseln, gefressen wird, die er somit zur Samenverbreitung anlockt. Diese Bedeutung kommt den Arillusbildungen gewiss allgemein zu, bekannt ist z. B. die Verbreitung der Muskatnüsse durch grosse, dem Arillus, der Macis, nachstellende Taubenarten. Ebenso macht sich der einheimische Evonymus europaeus im Herbste durch den hochroten Arillus bemerkbar, der den aus mattroten Kapseln herabhängenden, durch den Funiculus festgehaltenen Samen umgibt. Diese höchst auffallenden Samen werden von Rotkehlchen ihres Arillus wegen aufgesucht, und dadurch verbreitet. Ein gleiches Herabhängen am Funiculus findet sich bei Magnoliaceen, denen freilich ein Arillus fehlt, doch sind die dunkelrotbräunlichen Fruchtstände von der bei uns kultivierten, und in Süd- und Westdeutschland auch reife Samen produzierenden Magnolia obo-

vata (Fig. 40) auffallend genug, um die Annahme zu rechtfertigen, dass in ihrer japanischen Heimat Vögel sich der Verbreitung ihrer Samen annehmen, denn es sind mehr Fälle bekannt, wo die Farbe allein die Neugier der Tiere reizt, ohne ihnen einen Entgelt in Form von Nahrungsmitteln zu bieten. So besitzt Pahudia javanica am dunklen Samen einen intensiv roten, aber völlig trockenen Arillus und Strelitzia reginae hat an dem schwarzen Samen einen ebenfalls roten Arillus, doch besteht er lediglich aus trockenen, wolligen Haaren, die kaum ein verlockendes Nahrungsmittel darstellen dürften.

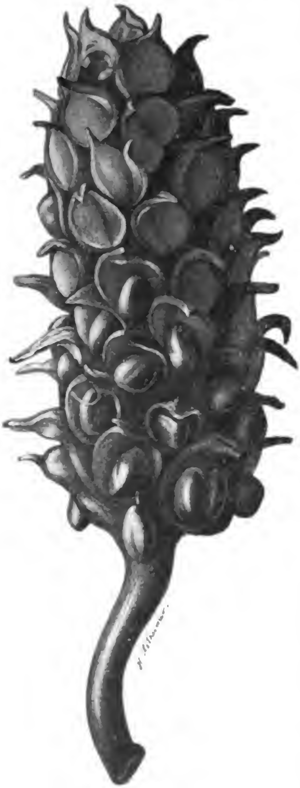


Fig. 40.

Fruchtstand von Magnolia obovata. Samen am Funiculus aus den geöffneten Carpellen herabhängend.

Ausser dieser mehr oder minder beabsichtigten, d. h. mit dem Nahrungserwerb zusammenhängenden Verbreitung von Früchten und Samen dienen Tiere häufig zufälligerweise als Samentransportmittel. Man braucht nur an die zahlreichen Klettpflanzen zu denken, wie Lappa, Xanthium strumarium mit ihren mit Widerhaken versehenen Hüllkelchblättern, Galium aparine, Bidensarten, Sanicula, Cynoglossum, Echinospermum u. a., die auf der Fruchtoberfläche spitze hakige Haare, Borsten oder Zähne tragen. In anderer Weise werden klebrige Früchte verbreitet, für die Pisonia longirostris mit lang ausgezogenem, durchweg klebrigem Schnabel an den herabhängenden Früchten ein gutes Beispiel darbietet. Schliesslich sei hier noch erwähnt, dass die Samen der ihre Früchte abwärts neigenden Primulaceen — beobachtet an Primula acaulis — vielfach von Nacktschnecken mitgeschleppt werden, wodurch die rasche Verbreitung der in warmen Lagen reichlich blühenden und fruchtenden Pflanze über Rasenflecke und Beete hinweg ihre Erklärung findet.

Dass endlich der sich stetig mehr steigernde menschliche Verkehr die grössten Umwälzungen durch Einführung neuer Kulturpflanzen in alte Kulturländer, vielleicht mehr noch durch Überführung alter Kulturpflanzen in ihnen bisher verschlossene Gegenden hervorgebracht hat, dass unbeabsichtigt mit den

Kulturpflanzen zahlreiche Unkräuter ihren Weg genommen haben, braucht nicht weiter ausgeführt zu werden, da sich Beispiele dafür (Galinsoga parviflora aus Peru, Elodea canadensis etc.) überall auffinden lassen.

Literatur.

1. *A. de Bary*, Morph. und Biologie der Pilze. Leipzig 1884. S. 91 ff.
2. *F. Hildebrand*, Verbreitungsmittel der Pflanzen. Lpzg. 1873.
3. *Pfitzer*, In Engler-Prantl, Pflanzenfamilien II. 6. S. 73.
4. *H. Dingler*, Bewegung der pflanzlichen Flugorgane. 1889.
5. *A. F. W. Schimper*, Die indo-malayische Strandflora. Botan. Mitteil. aus den Tropen. 3. Jena 1891. — *Derselbe*, Physiolog. Pflanzengeographie. Jena 1898. — *G. Karsten*, Die Mangrovevegetation im Malayischen Achipel. Biblioth. botanica. 22. 1891.

6. Kapitel.

Das Zusammenleben der Pflanzen.

Zu der bisher fast ausschliesslich betrachteten Abhängigkeit der einzelnen Pflanzen von äusseren Faktoren, klimatischen wie solchen des Bodens und der Tierwelt, tritt als letzte und in mancher Beziehung ausschlaggebende, diejenige der Standort und Lebensbedingungen teilenden übrigen Pflanzenwelt hinzu. Die miteinander zusammenlebenden Pflanzen sind teils Konkurrenten im Kampf um die vorhandenen Nährstoffe, Wasser, Licht und Raum zur Entfaltung, teils sind sie auf die Gegenwart anderer Gewächse angewiesen, da sie für sich allein zusagende Lebensbedingungen nicht zu finden vermöchten.

Wie entsteht ein solches Zusammenleben auf noch unbesiedeltem Boden? Diese Frage für einen Spezialfall in mustergültiger Weise gelöst zu haben, ist ein Verdienst von *Treub* (1), der die Wiederbesiedelung der im Jahre 1883 durch eine furchtbare Eruption aller Vegetation völlig beraubten Insel Krakatau verfolgte. Das Resultat war, dass 3 Jahre nach der Eruption die Flora fast ausschliesslich aus Farnen bestand, Phanerogamen waren nur vereinzelt dazwischen vorhanden. Die Farnsporen, deren Leichtigkeit ihren Transport von Java oder Sumatra aus begünstigt hatte, waren auf dem sterilen Aschen- und Steinboden zur Keimung gelangt, in einer feinen Schicht von Cyanophyceen, die fast überall den Boden bedeckte. Diese microscopischen Zellen von Lyngbya, Tolypothrix, Anabaena und Symploca vermochten in ihren Gallerthüllen und Scheiden hinreichende Feuchtigkeit zu halten, um damit die Keimung der Farnsporen zu ermöglichen. Die Bedingung einer ersten Besiedelung der kahlen Insel hing demnach von dem Zusammenwirken der Cyanophyceen und der Farnsporen, die beide vom Winde dorthin getragen waren, ab. Weitere Besiedelung folgte daneben an der Küste durch angetriebene Früchte, so fanden wir bei einem wieder drei Jahre später (1889) abgestatteten Besuch bereits einige kleine Cocospalmen, Casuarinen, Scaevola Koenigii u. a. am Strande; und auf dem Bergabhang wuchs neben den noch überwiegenden Farnen ein dichtes Gestrüpp von

Saccharum spontaneum und Phragmites Roxburghii, stattlichen und anspruchslosen Gräsern, die grosse Flächen der Insel, besonders auf der Java zugekehrten Südseite, in Besitz genommen hatten. Auch ihre Samen waren von dort mit dem Winde zugeführt worden. Weitere Besuche sind dann der Insel 1897 abgestattet, und endlich 1906, beide haben eingehendere Würdigung, dieser von *A. Ernst*, jener von *O. Penzig* gefunden.

Ernst zählt in seiner Liste 72 Dikotyledonen, 19 Monokotyledonen, 1 Gymnosperme (Cycas circinalis), 16 Farne, 3 Moose als autotrophe grüne Pflanzen auf, deren Samen, resp. Sporen, sich allmählich teils durch Windbeförderung, teils mit Hülfe der Meeresströmungen, hier zusammengefunden haben, teils durch Vögel, die auf der Insel Rast hielten, mitgebracht sein müssen. Diese bunt zusammengewürfelte Gesellschaft von Pflanzen bildet zum Teil steppenähnliche Graslandschaften, wenn die gesellig wachsenden hohen Gräser überwiegen, dagegen ist es zur Bildung von Waldanfängen noch nicht gekommen, da eine dazu notwendige Humusschicht erst langsamer entstehen kann. Von grosser Wichtigkeit ist aber, dass im Boden der Insel sowohl Nitrit- und Nitratbacterien vorhanden sind, die das beim Vergehen und Faulen abgestorbener Pflanzenteile entstehende Ammoniak in salpetrig- und salpetersaure Verbindungen überführen, wie die Gegenwart eines besonderen, aëroben Stickstoff bindenden „Bacterium Krakatau", ein Ersatz für die fehlenden Stickstoffbinder Azotobacter und Clostridium Pasteurianum. Und daneben ist auch das Vorhandensein von Bacterium radicicola, von besonderer Bedeutung, dem Knöllchenbacterium der Leguminosen, das an den untersuchten Wurzeln der relativ zahlreichen Leguminosen wie Canavalia, Mucuna, Erythrina, Caesalpinia die bekannten Wurzelanschwellungen reichlich hervorgerufen hatte. So ist offenbar für dauernde weitere Stickstoffanreicherung in dem zunächst natürlich gerade daran sehr armen Boden der Insel gesorgt und damit der Grund zu langsamer weiterer und üppigerer Entwickelung der Vegetation gelegt. Es ist instruktiv, an einem derartig sich aus einzelnen Bausteinen erst nach und nach zusammenfügenden Vegetationsbilde das Ineinandergreifen der verschiedenen Pflanzen und die grundlegende Bedeutung gerade zahlreicher microscopisch kleiner Zellenpflanzen für den Gesamthaushalt der Natur in einem bestimmten konkreten Fall kennen gelernt zu haben.

Für die weitere Betrachtung des Zusammenlebens der Pflanzen sei an die beiden Grundformen (2) angeknüpft, die überall wiederkehren, das sind die „Grasflur" in allen Abstufungen nach Klima und Bodenbeschaffenheit, und der „Wald" in allen durch dieselben wechselnden Verhältnisse verursachten Schattierungen. Eine dritte öcologische Möglichkeit des Pflanzenwuchses ist die Wüste (cf. Fig. 26 Mexikan. Wüste mit Succulenten), doch fehlt den Wüstenpflanzen ein einigendes öcologisches Band, hier existiert jedes Pflanzenindividuum für sich allein, es braucht daher bei fortfallender Konkurrenz von Mitbewerbern kein Optimum der Lebensbedingungen geboten zu sein. Unter den Begriff der Grasflur soll alles das fallen, was einen niedrigen oder hohen, der eigentlichen Holzbildung entbehrenden, geselligen Pflanzenwuchs darstellt, während die Gehölz bildenden Pflanzengesellschaften dem Walde zuzuweisen wären.

Grasfluren. „Hygrophile Grasfluren" (3) oder „Wiesen" sieht man wohl in ihrer Hauptmasse tatsächlich aus Gräsern bestehen, die sich ja allgemein durch die Fähigkeit der „Bestockung" und unter Umständen der Aus-

läuferbildung auszeichnen. Unter Bestockung versteht man die Entwickelung zahlreicher Seitensprosse, die zu blütentragenden Halmen werden können. Zwischen die Gräser eingestreut sind die verschiedenartigsten Stauden, wie Kleearten und andere Leguminosen, Ranunkeln, Taraxacum und Plantago-Rosetten, Cardamine und viele andere Cruciferen, Aquilegia und Valeriana, dioica wie officinalis, die grossen Umbelliferenstauden mit reich zerteilten Blättern von Daucus und Carum, Aethusa und Angelica bis zu den mächtigen Heracleum Spondyliumpflanzen, ferner Polygala, Saxifraga, Potentilla und Spiraea, Poterium und Geraniaceen, Salbei, die Herbstzeitlose, die heimischen Erdorchideen, Chrysanthemum und Arnica, Succisa und Scabiosa usw. Alle diese Pflanzen treten nacheinander auf den Wiesen, den verschiedenartigen Örtlichkeiten entsprechend, zwischen den Gräsern auf und bilden einen einheitlich grünen Teppich, über den zahllose Blütenfarben verteilt sind, und auf dem die honigsuchenden Insecten andauernd im Dienste der Blütenbestäubung hin- und herschwirren. Aus der relativen Grossblättrigkeit der in typischen Wiesen vertretenen Gräser und Kräuter ist der hygrophile Charakter bereits zu ersehen. Geringe Entwickelung der Cuticula, Fehlen der Einrollungsmechanismen bei den Grasblättern (vergl. S. 238), Seltenheit von unbenetzbaren Blättern (Aquilegia!), wie von Succulenten und verholzten Sprossen deuten ebenfalls auf nicht zu spärlich bemessene Wasserökonomie hin. Durch Berieselung wird den Kulturwiesen, besonders in Gebirgsgegenden, eine reiche Nahrungszufuhr zuteil, und die Gegenwart von Wasserspalten, welche für ausgiebigere Abgabe des überschüssigen, im Dienste der Ernährung aufgenommenen Wassers neben den Spaltöffnungen sorgen, macht sich besonders des Morgens durch das Glitzern der zahllosen an den Spitzen und Rändern der Grasblätter, wie zahlreicher Stauden hervorquellenden Wassertropfen leicht bemerkbar und bezeugt ausdrücklichst den Charakter der Wiese als hygrophiler Vegetationsform. Die Pflanzen stehen so eng gedrängt, dass keine weiteren Individuen zwischen sie eingeschoben werden können und jede einzelne muss ihre optimalen Wachstums- und Ernährungsbedingungen realisiert finden, da sie andernfalls im Kampfe mit den Konkurrenten erliegen würde. Der ganzen Wiese steht das gesamte Tageslicht uneingeschränkt zur Verfügung und so sieht man sie im allgemeinen eine gleichmässige Höhe ihrer einzelnen Vertreter erreichen, wenn nicht besondere Riesen, wie das genannte Heracleum, über die Genossen weit emporschiessen und dadurch in der nächsten Umgebung ungleiche Licht etc. Verhältnisse schaffen. Das Wurzelsystem geht nur bei den grösseren Stauden tiefer in den Boden hinab, so dass im allgemeinen die Häufigkeit von Regen oder ausgiebiger Taubildung für die Wiesen eine grössere Bedeutung besitzt, als die auf einmal fallende Wassermenge, da ja alsdann viel Wasser an die tieferen Bodenschichten abgegeben wird, wo es dem flach streichenden Wurzelsystem doch verloren ist. Freies Licht und stetiger Wasserabfluss bei hinreichender, nicht zu grosser Feuchtigkeit sind die wichtigsten öcologischen Faktoren für Wiesen, deren Vegetation sehr wohl durch Kälte regelmässig unterbrochen werden kann, aber ausserstande ist längere Trockenheit — wenn nicht durch künstliche Bewässerung Abhilfe geschaffen wird — zu ertragen.

Hygrophile Grasfluren mit Baumeinschlag kommen als typische Vereinigung in den sog. „Parklandschaften" Kamschatkas vor, die in den bekannten älteren Vegetationsansichten von Kittlitz eine Illustration gefunden haben und

ähnlich scheinen die schwedischen Laubwiesen (cf. *Hesselmann*, l. c.) zum Teil unter den Begriff der Parklandschaften gebracht werden zu müssen. Hier ist aber in der Herabsetzung der Assimilationsarbeit nach Belaubung der Baumgruppen bereits eine starke Beeinflussung der Grasflur zu erkennen.

Bei Abnahme der Niederschläge gehen die Wiesen in trocknere Matten über; so wird die Höhe des Wuchses geringer, Stauden wie Dictamnus Fraxinella, die Malva Alcea und M. silvestris, Anemone Pulsatilla und vernalis, Ononisarten, Luzula pilosa, Hypericum u. a. treten neben vielen der vorgenannten auf und überwiegen den Graswuchs, der aus Briza media, Aira flexuosa, eventuell Stipa pennata und capillata etc. besteht.

Ganz anders, wenn das fliessende Wasser durch „stehendes Wasser" ersetzt wird. Die echten Gräser mit hohlen, geknoteten Halmen verschwinden, und die sog. „sauren Gräser" aus den Gattungen Carex, Scirpus, Eriophorum treten an ihre Stelle. Dazu gesellen sich am Rande offener Tümpel eventuell Phragmites communis, das Rohr, Juncus bufonius, die Binse, Equisetum limosum, Iris Pseudacorus, Typhaarten, Cladium Mariscus, vielleicht auch Acorus Calamus und Butomus umbellatus, Sparganium ramosum etc., während auf dem Wasser die Schwimmblätter von Nuphar und Nymphaea, oder die schwimmenden Rosetten des mit stachelig-gesägten Blättern versehenen Stratiotes aloides halbuntergetaucht bemerkbar sind.

Mit stehendem Wasser in abflusslosen Niederungen ist vielfach die „Torf"- und „Moor"bildung verknüpft. Als charakteristische Pflanzen sind dann die Torfmoose wahrzunehmen, die, zunächst im Wasser flutend, schliesslich mit ihren schwammgleichen Massen die Wasseroberfläche überdecken. Auf ihnen siedeln sich bald die wurzellosen Droseraarten, die häufigsten unserer heimischen Insectivoren (S. 248) an, die nur lose auf dem Sphagnumrasen haften. Wo bereits das meiste Wasser entschwunden und festerer Torfboden in erreichbarer Tiefe vorhanden ist, da sieht man Andromeda polifolia, Arbutus uva ursi, eventuell Empetrum nigrum, Vaccinium Oxycoccos mit den zierlichen Blättchen und weissrosa Einzelblüten am halb aufstehenden Spross. Vaccinium uliginosum und Ledum palustre sind bereits mehr Sträucher zu nennen.

Vor allem aber fehlt wohl nirgends an solchen Orten die Heide, Calluna vulgaris, in häufigen Fällen daneben die zierliche Erica tetralix.

Dieses Heidekraut Calluna vulgaris (4) und ebenso auch die übrigen Heidepflanzen: Erica tetralix, Empetrum nigrum u. a. sind in ihren Ansprüchen an Nährstoffe ausserordentlich bescheiden, vielmehr sie können nur bei geringer Nahrungszufuhr existieren. Im übrigen sind sie an höhere oder doch gleichmässige Luftfeuchtigkeit gebunden und gehen in den kontinentaleren Teilen Europas zugrunde. Innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes aber vermögen sie mit den grössten Extremen der Feuchtigkeit gleichmässig gut zu wirtschaften, man trifft sie daher an den feuchtesten Stellen der Heidemoore, wie in dem trockensten Kiefernwalde an, überall gedeiht Calluna und bringt im Hochsommer ihre zierlichen rosa Blüten als schönsten Schmuck in reicher Menge. Nur wenn durch Niederlegen des Waldes eine völlige Austrocknung des Bodens herbeigeführt wird, geht Calluna zugrunde und ebenso vermag sie auf gedüngtem Boden nicht mehr zu gedeihen.

Kehrt man nach dieser Betrachtung, die von den feuchten Grasfluren über die Moore zu der Heide geführt hatte, zum Ausgangspunkte zurück und vergleicht damit die „trockene Grasflur“ oder „Steppe“, so ist stets ein mehr oder minder xerophiler Charakter das Maassgebende. Die Gräser sind schmalblätterig, mit der Fähigkeit sich einzurollen in ausgiebigster Weise ausgerüstet, vielfach mit Wachsüberzügen, sehr dicker Cuticula und verminderten inneren freien Oberflächen versehen. Der Stand der Gräser ist in der Steppe weniger eng als in der Wiese, oft in Form von Büscheln zusammenwachsend, die eingestreuten Nichtgräser sind vielfach einjährige Pflanzen, welche den Wiesen bei ihrem dichten Graswuchs fehlen mussten. Stauden sind meist in Form von Knollen oder Zwiebelpflanzen vorhanden, die sich gegen die Trockenheit durch Rückzug in den schützenden Boden sichern können. Die übrigen Pflanzen sind vielfach immergrün, sehr kleinblätterig, Halbsträucher mit verholzenden Achsen nicht selten. Das Hauptgebiet derartiger Steppen ist Nordamerika vom Mississippi bis ans Felsengebirge, Südrussland etc. Die Ruhezeit im Winter zeigt die oberirdischen Teile der Gräser in vertrocknetem Zustand, wodurch ein scharfer Gegensatz gegen die Wiesen gegeben ist.

Ebenfalls von xerophilem Habitus ist die „Savanne“, d. h. die hauptsächlich in Tropengebieten von Afrika und Amerika einheimische Form der Grasflur, zwischen deren oft weit über mannshohen Gräsern mehr oder minder zahlreiche Bäume eingesprengt leben. Meist ist freilich der Graswuchs niedriger, die Grasnarbe diskontinuierlich. Krautige Pflanzen treten stark zurück. In den afrikanischen Savannen (5) liefern die Leguminosen, Polygalaceen, Malvaceen und Sterculiaceen, dann die Asclepiadaceen, Convolvulaceen und Labiaten, vor allem aber die Acanthaceen eine Hauptmasse in der von *Engler* als „Hochgrassteppe“ bezeichneten Formation. In der „Buschgrassteppe“ = „Strauchsavanne“ desselben Autors sind die verschiedensten Familien wie Anonaceen, Capparidaceen, Leguminosen, Euphorbiaceen, Anacardiaceen, Rubiaceen u. a. vertreten. In der „Baumgrassteppe“ = der echten „Savanne“ spielen neben den an erster Stelle stehenden Acacia-Arten, der mächtige Baobab, Adansonia digitata, Kigelia aethiopica und die verzweigten Dumpalmen (Hyphaene-Arten) eine hervorragende Rolle, neben denen aber noch zahlreiche andere Bäume vorkommen. Die Bäume wie Sträucher werden in der Trockenzeit grösstenteils blattlos, nur die mit Blattgelenken versehenen Fiederblätter der Leguminosen dürften sich der Wirkung von Sonnenbrand und Trockenheit durch ihre Stellungsänderungen längere Zeit entziehen können.

Ein zweites riesiges Savannengebiet findet sich in den sogenannten „Llanos“ von Südamerika, die in Venezuela, Guiana und Brasilien, hier „Campos“ genannt, einen unermesslichen Raum der Oberfläche einnehmen. In diesen Gebieten (6) liegen nach den verschiedenen Beschreibungen *Schomburgh*'s, *de St. Hilaire*'s und *Warming*'s ebene oder wellige Parklandschaften vor, in deren xerophiler Vegetation die Gräser zwar überwiegen, aber reichen Einschlag teils von krautigen, teils holzigen Sträuchern und Bäumen erhalten. Der systematischen Verwandtschaft nach sind besonders in den Campos von Minas Geraes die in Afrika weniger hervortretenden Compositen an erster Stelle zu nennen. Unter den ca. 80 Bäumen der Campos finden sich Vochysiaceen, Papilionaceen, Myrtaceen und Compositen am zahlreichsten, daneben eigenartig tonnenförmig aufgeschwollene Bombaceen, Caesalpiniaceen, Mimosaceen, Palmen

etc. In den Llanos von Venezuela sind Copernicia tectorum mit dem Wurzelgeflecht epiphytischer Ficusarten, in Guiana Mauritia flexuosa häufigere Erscheinungen unter den Bäumen der Savanne.

Bei der leichten Belaubung und der Vereinzelung der Bäume und Baumgruppen wird auch den Savannen ein fast unbeschränkter Genuss des Lichtes zuzuerkennen sein, der freilich in der Strauchsavanne mehr noch als in der Baumsavanne stellenweise, für die nächste Umgebung der eingesprengten Sträucher und Bäume, eine gewisse Modifikation erfährt.

Diesen Grasfluren gegenüber bietet nun der „Wald“ erheblich abweichende Verhältnisse, indem einmal die Lichtverteilung im Walde eine wesentlich verschiedene gegenüber der offenen Grasflur sein muss, und andererseits die Feuchtigkeitsverteilung und -erhaltung im Baumschatten ebenfalls Veränderungen unterliegen, die ganz andere Lebensbedingungen schaffen.

Die Verschiedenheit des Lichtgenusses der Pflanzen ist besonders von *J. Wiesner* (7) untersucht worden. Es seien einige seiner Hauptresultate, soweit sie hier in Frage kommen, angegeben: „Unter dem „specifischen Lichtgenuss“ (L.) der Pflanzen versteht *Wiesner* das Verhältnis der Gesamtintensität des auf die Pflanze einwirkenden Lichtes (J.). zur Gesamtintensität des totalen Tageslichtes. Die Intensität wird durch die Intensität der Einwirkung des Lichtes auf photographisches Papier in der Zeiteinheit gemessen.

Der Lichtgenuss einfach gebauter Pflanzen wie Flechten, Kräuter, Stauden ist für die betreffende Pflanze annähernd konstant. Die Werte J. und L. sind abhängig von geographischer Breite, Seehöhe und Entwickelungszustand der Pflanze.

Der Lichtgenuss der Holzgewächse wird erst von einem gewissen Entwickelungszustand ab annähernd konstant, sobald nämlich dem stetigen Zuwachs eine proportionale Zweigreduktion im Innern der Krone folgt.

Jährlich sich neu belaubende Bäume zeigen vom Beginn der Belaubung an eine stete Abnahme der Intensität des Innenlichtes ihrer Krone bis zur Erreichung eines alsdann konstant bleibenden Minimums. Die tägliche Periode ist je nach der Lichtlage der Blätter verschieden.

Das diffuse Tageslicht und das abgeschwächte Sonnenlicht sind für die Pflanze wichtiger als das direkte Sonnenlicht. Die fixe Lichtlage der Laubblätter hängt vom diffusen Tageslichte ab.

Je grösser die herrschende Lichtintensität ist, um so kleiner ist in der Regel der Anteil, der vom Gesamtlichte der Pflanze zugeführt wird. Somit wächst der Lichtanteil im allgemeinen in der Richtung vom Äquator zum Pole hin und sinkt vom Frühling zum Hochsommer.

Mit zunehmender geographischer Breite wächst, mit zunehmender Temperatur sinkt das Lichtbedürfnis einer Pflanze. Das direkte Sonnenlicht wird für die Pflanzen der arktischen und alpinen Gebiete notwendig, da sie das Licht als Wärmequelle brauchen, während Gewächse der wärmeren Gebiete das Sonnenlicht vermeiden. Daher auch von diesem Gesichtspunkte aus (vergl. Verdunstung etc. S. 220) Vorwiegen kleiner niedriger Pflanzen an den Polen und in alpinen Höhen, Vorherrschen der Baumformen in den warmen Teilen der Erdoberfläche.

Der faktische Lichtgenuss entspricht meist dem optimalen Lichtbedürfnis. Bei ungenügender Beleuchtung kann eine Pflanze nur bestehen, wenn die Konkurrenz anderer Pflanzen ausgeschlossen ist.

Soweit der hier in Betracht kommende Inhalt, der nicht wörtlich, sondern nur dem Sinne nach wiedergegeben werden konnte.

Um einige positive Angaben über die Beeinflussung im Lichtgenuss durch die umgebenden Waldbäume zu haben, sei aus den Beobachtungen von *Wiesner* noch angeführt, dass an einem fast wolkenfreien Tage (27. III.) um 12 Uhr die Intensität des totalen Tageslichtes zu 0,712 bestimmt ward; hundert Schritt vom Rande des hauptsächlich aus Quercus Cerris und Carpinus betulus bestehenden Waldes, in dem Sambucus nigra, Evonymus europaeus und verrucosus das Unterholz im wesentlichen bildeten, betrug die Intensität des Sonnenlichtes nur 0,355, im Schatten der noch ganz entlaubten Bäume dagegen nicht mehr als 0,166. Somit nimmt im Bestande noch unbelaubter Stämme die Lichtintensität ca. um die Hälfte ab, und beträgt in deren Schatten nicht mehr $^1/_4$.

Das Lichtminimum für Fagus silvatica, d. h. dasjenige Licht, welches man bei Verfolgung eines Sprosses von der Kronenperipherie bis zu dem Ort findet, wo das Blatt die kleinste Lichtstärke erhält, bestimmte *Wiesner* im geschlossenen Bestand zu $^1/_{60}$, wenn 0,021 als Intensitäts-Maximum für das Aussenlicht gegeben war.

Sucht man jetzt sich einen einheimischen Wald vorzustellen, etwa einen Buchenwald, aus Fagus silvatica bestehend, so findet man einen mit dem abgefallenen braunen Laub des Vorjahres bedeckten, im übrigen kahlen Boden, von dem sich die weissrindigen, mehr oder minder mächtigen Stämme 10—15 m ohne Verzweigung erheben. Alle hier früher vorhandenen Äste sind aus Lichtmangel abgestorben. Darüber wölben sich die Kronen der einzelnen Individuen, so dass sie zu einem einheitlichen Dache zusammenschliessen und kaum direkte Sonnenstrahlen einfallen lassen. Sofern der Wald nicht durch Ausschlagen gelichtet ward, bildet dieses Dach an seiner Oberfläche eine sehr gleichmässige Linie. Als Unterholz finden sich wohl häufiger junge Buchen, die demnach mit einer relativ geringen Lichtintensität auszukommen vermögen, ebenso Ilex aquifolium, eventuell zeigt sich auch am Boden kriechender Efeu, oder seltener Dentaria bulbifera, kriechende Sprosse von Lamium Galeobdolon und Glechoma hederacea, blühende Neottia Nidus avis. Ein ganz anderes Bild gewährt derselbe Wald vor der Zeit seiner Laubentfaltung. Anemone nemorosa -Hepatica und -ranunculoides, Pulmonaria officinalis, Corydalis cava, Oxalis Acetosella, Primula officinalis und besonders elatior, selten auch P. acaulis, Adoxa moschatellina, blühendes Lamium Galeobdolon und Glechoma, Viola silvatica, Asperula odorata und zahlreiche Alsinaceen wie Stellaria nemorum, St. Holostea, u. a., alle in Blüte, schmücken den Boden und bekleiden ihn mit einer bald dahinschwindenden Menge bunter Farben und saftigen Grüns. Vor voller Belaubung der Buche entwickeln sich auch ihre anemophilen Blütenkätzchen, deren männliche nach kurzer Zeit verstäubt sind und abgefallen den Boden decken.

Dass alle anemophilen Bäume ihre Blütezeit vor diejenige der vollen Belaubung verlegen müssen, ist ja bereits (S. 276) erörtert, Fagus ist derjenige

von ihnen, der sich am meisten Zeit dabei lässt. Dass aber die ganze reiche Bodenvegetation ihre Entwickelung ebenfalls in die erste Frühlingszeit zu verlegen genötigt ist, lässt sich nur aus dem Einfluss des Lichtes verstehen; es fehlt im vollbelaubten Buchenwalde an hinreichendem Licht, um die Entwickelung der Bodenflora und den Ablauf ihrer Blüte- und Fruchtzeit zu gestatten.

Viel grössere Mannigfaltigkeit herrscht in gemischtem Laub- und Nadelwald, wenn zur Buche also ausser der Eiche auch die Fichte hinzutritt Das Bild der Waldkontur erscheint dann nicht mehr als flaches Dach, sondern es gibt tiefe Einschnitte dort, wo Eichen die Buchen überragen, oder wo die pyramidalen Gestalten der Fichten zwischen den Laubbäumen emporstreben. Das Licht vermag hier einzudringen und infolgedessen können die an spätere Blütezeiten angepassten Pflanzen, die im reinen Buchenwald auf die Waldränder beschränkt bleiben, hier in den Wald selbst eintreten; dahin gehören Digitalis purpurea, Milium effusum, Epilobium angustifolium, Allium ursinum, Arnica montana, Galium silvaticum, Impatiens noli tangere, Pirolaarten, Linnaea borealis, Sambucus Ebulus u. a. Auch das Unterholz wird viel reicher: Corylus avellana, Rhamnus Frangula, Taxus baccata in seinen vereinzelten Überresten, verschiedene Rubusarten, Lonicera periclymenum, Sarothamnus Scoparius. Auch die kleinen Halbsträucher Vaccinium Myrtillus und V. vitis Idaea treten auf, sie dürften dem reinen Buchenwalde wohl meist fehlen, ebenso Vinca minor und Genista-Arten. Es ist also im wesentlichen der Einfluss des tiefer in den gemischten Wald eindringenden Lichtes, der diesen, den reinen Buchenhochwald meidenden Pflanzen den Eintritt in den gemischten Laub-Nadelwald gestattet. In bezug auf Feuchtigkeit wird aus demselben Grunde unter sonst gleichen Bedingungen der Buchenwald den gefallenen Regen besser bewahren können, als der gemischte Wald, da sich das Wasser im tieferen Schatten länger muss halten können. Eine besondere Wichtigkeit für das Festhalten des Wassers kommt nun aber der noch nicht erwähnten Moosvegetation (8) des Waldbodens zu, die vermöge ihrer früher (S. 245) betrachteten Fähigkeit, Wasser, sei es in ihr durchlöchertes Zellgewebe aufzunehmen oder es capillar zwischen den Blättchen ihrer dichten Rasen zu speichern, eine ausserordentliche Bedeutung für die Wasserökonomie der Wälder besitzt, indem sie Feuchtigkeit in Menge aufzusammeln und sie langsam wieder abzugeben imstande ist. Es wirkt die Moosdecke demnach wie ein Schwamm, der über dem Boden ausgebreitet liegt, und ausserdem die Fähigkeit hat, sich stetig zu verjüngen.

Dieser etwa nach den in Deutschland zu beachtenden Verhältnissen geschilderte Charakter des Waldes ändert schon innerhalb des Gebietes auf das Mannigfaltigste ab, je nach der grösseren oder geringeren Niederschlagsmenge, dem mehr kontinentalen oder atlantischen Charakter des Klimas, wie auch nach lokalen Verschiedenheiten des Bodens und der Meereshöhe, so dass nur für ganz allgemeine biologische Fragen die Angaben Gültigkeit beanspruchen.

Aber eine Frage bedarf noch der Erwähnung, die hier bisher noch nicht berührt worden ist, nämlich die Mycotrophie, deren Zustandekommen und Bedeutung für das einzelne Pflanzenindividuum vorhin dargelegt ward (S. 201). Wenn hier hauptsächlich vom Buchenwalde die Rede war, so geschah es, weil damit die in Deutschland wohl am meisten charakteristische Waldform herausgegriffen sein dürfte. Es verhalten sich ja andere, ebenfalls häufige Waldbäume in bezug auf den Licht-

genuss ganz anders. Bringt man nun nach den Angaben *Wiesner*'s die Bäume in eine Reihenfolge derart, dass die mit den geringsten relativen Lichtintensitäten vorlieb nehmenden Bäume vorangestellt werden, und die am meisten Licht beanspruchenden den Schluss machen (9), so ergibt sich, dass alle voranstehenden mycotroph sind, die letzten aber, welche höheres Intensitätsminimum aufweisen, mycorrhizenfrei bleiben. In dieser Reihe steht Fagus gleich am Anfang, Quercus etwa in der Mitte, weiter folgen Betula und am Schlusse Fraxinus. Erinnert man sich des Einflusses der Mycorrhizen auf die Ernährung der Pflanze, speziell die Wasser- und Nährsalzversorgung, so wird dieser von *Stahl* festgestellte Parallelismus zwischen niedriger liegendem Beleuchtungsminimum und Wurzelverpilzung dahin zu deuten sein, dass die mycotrophen Pflanzen sich den Luxus geringerer Belichtung infolge dichterer Blattmasse gestatten können, da die Pilze die Nährsalzversorgung übernommen haben, während die mycorrhizenfreien, wie die licht gebaute Birke, die grossblättrige Esche etc., der transpirationsfördernden höheren Beleuchtungsintensität nicht zu entbehren vermögen, da sie erhöhte Nahrungszufuhr nur durch Steigerung ihrer Transpiration erreichen können.

Diesem Waldtypus, auf den jeder seine eigenen Beobachtungen leicht wird übertragen können, sei nun gegenübergestellt als reichste Entwickelung eines Waldes der tropische Regenwald, wie er im westlichen Java, oder in den feuchten Tropen Amerikas entwickelt ist, der sofort ein ganz anderes Bild ergibt. Aus den sich zeigenden Gegensätzen wird sich dann mancherlei folgern lassen, was für das Verständnis der Waldformen überhaupt von Bedeutung sein mag.

In erster Linie ist zu betonen, dass im tropischen Walde eine solche Gleichförmigkeit der Zusammensetzung aus nur einer oder wenigen herrschenden Baumformen kaum vorkommt. Es ist vielmehr eine Ausnahme, wenn dicht nebeneinander sich Stämme der gleichen Art finden sollten. Das hängt wesentlich mit den Blütenverhältnissen der Bäume zusammen. In der heimischen Vegetation herrscht bei den Waldbäumen fast ausnahmslos — die bei uns ja kaum Wälder bildende Linde wäre die einzige Ausnahme — anemophile Bestäubung. Natürlich ist dieser wichtige Faktor bei der Zusammensetzung des Waldes aus fast ausschliesslich derselben Art angehörigen Individuen von ausschlaggebender Bedeutung, denn nur bei einiger Häufigkeit der gleichen Baumart kann anemophile Bestäubung zum Ziele führen. Und auf denselben Effekt arbeitet, z. T. wenigstens, die Samenverbreitung hin, denn die schweren Samen von Eiche, Buche, Haselstrauch, von der Arve und Pinie fallen einfach zu Boden, soweit sie nicht von Tieren verschleppt werden (Eichhörnchen, Häher, etc.). So bildet sich der Nachwuchs notwendig in nächster Nähe der Mutterpflanzen und sorgt für die Entstehung monotypischer oder doch nur wenige Arten umschliessender Waldungen.

Die tropischen Regenwälder dagegen haben sehr viel häufiger entomophile Bestäubung und ebenso Tiere mit weitem Bewegungsgebiet als Verbreiter ihrer Samen und Früchte. Die mit schönen zum Teil stark duftenden Blüten versehenen, hohen Bäume der Anonaceen, Myristicaceen, Dipterocarpaceen, der Leguminosen in zahllosen Gattungen und Arten, der Lythraceen, Anacardiaceen, Guttiferen und zahlreicher anderer in unserer einheimischen Flora unvertretener Familien wachsen in grosser Mannigfaltigkeit durcheinander. Blütenanpassungen an Insecten sind im einzelnen bei der unerreichbaren Höhe natürlich kaum

bekannt, aber die vielfach intensiv leuchtenden Farben, der Blütenduft, der zygomorphe Bau sind nur als Anpassungen an bestäubende Insecten verständlich. Die Blüten ragen vielfach in die höchsten Regionen der Krone hinein, so dass sie über dem Walde hervorleuchten. So erwähnt *Schimper* z. B. die auf dem dunkeln Grün des Waldes sich abhebenden, leuchtend roten Erythrinablüten, die man bei Annäherung an die Küste von Trinidad im Winter wahrnehmen könne, ebenso trägt die Bignoniacee Spathodea (10) campanulata die Büschel ihrer grossen, intensiv gelbroten Blüten, die im Knospenzustand von dem merkwürdigen „Wasserkelch" geschützt sind, stets am höchsten Gipfel der Bäume und die prächtigen Farben der Poincianablüten, die den ganzen Baum in einen Scharlachmantel hüllen, werden jedem, der sie gesehen, unvergesslich bleiben.



Fig. 41.
Cauliflore Blüten von Malpighia makrophylla am Stamm. 1/1.
Gez. von *K. Wangerin.*

Aber nicht nur in den Gipfelregionen finden sich Blüten für die Insectenwelt vor, viele gerade der ansehnlichsten Bäume, wie die mächtigen Ficus und Urostigmaarten, tragen ihre kleinen Inflorescenzen stammbürtig, sie sind „cauliflor". Auch hier wissen die Insecten sie zu finden, denn trotz der augenscheinlich apogamen Embryoentwickelung bei manchen der tropischen Ficusarten ist nach *Treub* (11) doch der Anreiz eines Insectenstiches zur Fruchtentwickelung auch hier notwendig. Derartige „Cauliflorie" ist im feuchten tropischen Regenwalde nun eine sehr häufige Erscheinung, *Schimper* (12) stellt eine ganze Reihe teils ausschliesslich, teils partiell cauliflorer Pflanzen zusammen, einige der bekanntesten Fälle sind Artocarpus integrifolia, Theobroma Cacao, Parmentiera cerifera, Saurauja nudiflora, Kadsuraarten, Cynometra cauliflora, Stelechocarpus Burahol u. a. Zur Verdeutlichung dieser in unseren Wäldern fehlenden, nur an den bisweilen angepflanzten Cercisarten wahrnehmbaren Cauliflorie mag Fig. 41 dienen, welche den Vorgang an einem kleinen Stämmchen von Malpighia makrophylla sehr anschaulich zeigt. Die Stellen, wo die Blüten auftreten, entsprechen stets überwallten Achselknospen, die hier also ausschliesslich in den Dienst der Fortpflanzung gestellt werden. Offenbar gibt es zahlreiche im Waldesschatten lebende Insecten, auf deren Beihilfe solche canlifloren Gewächse zur Bestäubung angewiesen sind. Dass es jedenfalls hier an Tierwelt nicht fehlt, zeigt die starke Verbreitung der Ficusfrüchte, die nur auf Tätigkeit von Vögeln zurückzuführen ist, die die fleischigen Fruchtstände verzehren.

Bei der erwähnten Zusammensetzung aus ungezählten verschiedenen Baum-

arten ist das Profil eines tropischen Regenwaldes wesentlich von dem heimischer Wälder verschieden. Keine gleichmässige Wölbung, keine ebenmässig abschneidende Linie begrenzt den Wald, sondern wild zerrissen (13) hebt er sich, aus einiger Entfernung gesehen, vom Hintergrunde ab: hier und da überragen einzelne Bäume ihre Nachbarn um ein Erhebliches, wie die Abbildung 42, nach einer Photographie des mexikanischen Regenwaldes, auf dem Wege von Jalapa nach Misantla aufgenommen, ergeben wird. Je üppiger der Wald ist, um so mehr macht sich diese Ungleichheit der Baumhöhe bemerkbar, so weist schon *Junghuhn* (14) auf die Riesen unter den Bäumen des Javanischen Waldes hin, die herrlichen Rasamalabäume, die mit schlankem, hellem Stamme versehen, erst von 30 m Höhe etwa, die ersten Verzweigungen entsenden, eine relativ kleine Krone bilden, wie viele Urwaldriesen und insgesamt eine Höhe von ca. 50 m erreichen (140—180 Fuss, *Junghuhn*, nach gemessenen Exemplaren). Darunter befinden sich alsdann die Kronen der sonst höchsten Bäume, der genannten Dipterocarpaceen, z. B. D. trinervis, ferner Canarium altissimum, Thespesia altissima, Gordonia Wallichii und excelsa, Epicharisarten, Pithecolobium Junghuhnianum, die man alle erst an ihren zu Boden gefallenen Blüten und Früchten erkennen kann, da die Höhe ihrer Kronen zu weit vom Boden entfernt ist, um Genaueres zu sehen.

Diese Zerrissenheit des Waldes an seiner oberen Grenze ist aber von ausserordentlicher Bedeutung für die ganze Öcologie. Die Kronen der Bäume sind relativ klein, die Lauboberfläche glänzend, die Blattstellung mehr geneigt als wagerecht und so erhält dieser typische tropische Regenwald eine zwischen den Baumkronen einfallende Lichtfülle, die man in den deutschen Buchen- oder Nadelwäldern vergeblich suchen würde. Die aussergewöhnlich geringe Verzweigung der tropischen Holzgewächse wird auch bereits von *Wiesner* hervorgehoben und zu der früher erwähnten Grossblättrigkeit in Beziehung gebracht: „Je grösser die Blätter eines Holzgewächses sind, desto weniger möglich, aber auch desto weniger notwendig wird die Verzweigung des Stammes“. Dass damit ein gewichtiges Moment für die bessere Lichtdurchdringung des tropischen Regenwaldes neben der Zerrissenheit seiner Oberflächenkonturen gegeben ist, leuchtet ein. Die auffallenden Glanzlichter des tropischen Waldes rühren nun einmal von den glatten und spiegelnden Oberflächen der grossen Blattflächen her, wie sie als ein allbekanntes Beispiel, die bei uns so viel gequälte Zimmerpflanze Ficus elastica besitzt, und sodann von der schrägen, oft sogar fast vertikalen Neigung der Blattfläche, die gleichzeitig den meisten, besonders den grossen Tropenblättern eignet und an dem genannten Beispiel gleichfalls leicht beobachtet werden kann. So wirken verschiedene Ursachen zusammen, um das „lichte Helldunkel“ des tropischen Regenwaldes, das schon so oft als charakteristische Eigentümlichkeit erwähnt ward, zu erklären. Ganz richtig ist es, wenn *Haberlandt* als den Charakter tropischen Laubes die Reflexion gegenüber dem heimischen transparenten Blatte hervorhebt. Dass das Herabhängen ausserdem für die Funktion der früher besprochenen „Träufelspitze“ von ausschlaggebender Wichtigkeit sein muss, ist ja nicht erst besonders hervorzuheben.

Betritt man jetzt den Wald, dessen Besonderheiten bisher mehr von aussen hervorgehoben wurden, so ist das erste Gefühl das der „vollständigen Raum-



Fig. 42.
Profil eines mexikanischen Regenwaldes, auf dem Wege Jalapa—Misantla aufgenommen.
Phot. von *G. Karsten.*

ausfüllung". Während im deutschen Walde die freien grauen Buchenstämme allein zwischen den trockenen Blättern des Bodens und der durchscheinenden grünen Krone vorhanden sind, erblickt man im Tropenwalde kaum jemals freie Stämme und nur der vorerwähnte Rasamalabaum darf sich rühmen, darin eine Ausnahme zu sein. Sonst ist eine Fülle von Pflanzen der verschiedensten Arten zu sehen. Am meisten fallen im Unterholz die schlanken Gestalten der Baumfarne ins Auge, die ihre zierlichen reich zerteilten Wedelkronen überall ausbreiten (Fig. 43). Jüngere und ältere Exemplare wachsen durcheinander und alle erhalten ein zu ihrer Entwickelung hinreichendes Licht zwischen den Baumkronen hindurch zugestrahlt. Es sind also Angehörige der Gattungen Alsophila, Cyathea in Java. Daneben erregen im Unterholz besonders die Riesenblätter von Musa, Alpinia, Elettariaarten die Aufmerksamkeit, denen im amerikanischen Regenwalde grosse Heliconien und zahlreiche Marantaceen entsprechen. Ferner sind in Java Rubiaceen und Acanthaceen, Urticaceen, Anonaceen wohl am meisten verbreitet. Unter den Rubiaceen fällt die Gattung Mussaënda (15) dadurch auf, dass ihre relativ unscheinbaren Blüten mit einzelnen, zur Grösse von Laubblättern auswachsenden, schneeweissen Kelchblättern, die als Schauapparat für die Insecten wirken, die Infloreszenzen weithin sichtbar machen. Die Acanthacee Strobilanthus bildet bisweilen ordentliche Dickichte, die nur mit dem Hackmesser zu durchdringen sind. Dasselbe gilt von gewissen mannshohen Farnen, die der Gattung Dipteris angehören und vor allem die Ersteigung der Gipfel der 800—1500 m hohen Berge in Amboina ausserordentlich erschweren. Daneben kommen dann die ihrer Öcologie nach schon (S. 233) behandelten Lianen als ein wesentlicher Faktor der Raumausfüllung in Betracht. Sie finden am Unterholz zunächst Anhaltepunkte und klimmen alsdann mit Hilfe der verschiedenen Klettermittel wie Winden, Ranken, Hakensprosse, Widerhaken, Flagellen, mit einer Menge von Hakendornen, Uhrfederranken usw. usw. aufwärts. Es gilt für sie den „Kampf um das Licht" und mit Hilfe ihrer ausgezeichneten Ausrüstung gelingt es ihnen in den meisten Fällen, den Sieg über die Bäume davon zu tragen und ihre Laubmasse über und zwischen ihnen im vollen Genusse des Lichtes auszubreiten. Die dünnen, oft eigentümlich gedrehten und gewundenen Stämme der Lianen durchziehen gleich straff gespannten, oder nach Niederbrechen einer Stütze auch wohl schlaff herabhängenden Tauen den Wald in allen Richtungen, da sie, ans Licht gelangt, sich, weiterwachsend, über die Kronen der Nachbarbäume legen, hier den Halt verlieren, dort zwischen Astgabeln hängen bleiben und so die schliesslich enorm anwachsende Last ihres Stammes auf eine ganze Zahl von Stützen verteilen.

Die Ausfüllung des Raumes wird aber erst vollständig verständlich durch die öcologische Klasse der „Epiphyten" (16), d. h. Pflanzen, die ihren Wohnsitz auf den Stämmen, Ästen, ja schliesslich Blättern anderer Pflanzen nehmen, wiederum im Kampfe ums Licht dazu gedrängt. Es ist schon hin und wieder von Epiphyten die Rede gewesen, ihre vollständige Öcologie kann aber erst hier bei Besprechung des tropischen Regenwaldes dargelegt werden. *Schimper* teilt die Epiphyten in seiner grundlegenden Arbeit über den Gegenstand ein in solche, die mit den auf der Rinde ihrer Wirtspflanze gebotenen Stoffen haushalten können, solche, die von ihrem hohen Sitze Wurzeln zur Erde herabsenden und solche, die sich ein künstliches Nährsubstrat schaffen.



Fig. 43.

Unterholz mit Baumfarnen aus dem tropisch mexikanischen Regenwald. Epiphytenreichtum an den Farnstämmen und am Baumstamme rechts.

Phot. von *G. Karsten.* (Bild bereits veröffentlicht in *Schimper*, Pflanzengeographie, Fig. 133.)

In unserer Heimat ist nur die erste Gruppe in kleinen Moosen, Lebermoosen und Flechten vertreten, selten, dass einmal ein Farnkraut sich auf einem moosbewachsenen Stamme ansiedeln kann. Das, was dazu fehlt, ist hinreichende Feuchtigkeit der Luft. Epiphyten sind, wie *Schimper* nachweist, beschränkt auf den feuchten Regenwald oder auf Gegenden mit hinreichender Luftfeuchtigkeit und Niederschlagshäufigkeit. Die Pflanzen der ersten Kategorie können im allgemeinen nur geringe Dimensionen erreichen, eben aus Mangel an Nährstoffen. Der überaus dichte Behang der Baumstämme mit einer Schicht hygrophiler Moose (17) und Lebermoose, die meist wie ein Schwamm mit Wasser vollgesogen sind, erleichtert natürlich anderen Pflanzen die Ansiedlung am Stamme sehr, doch kommen überall auch Zeiten geringeren Wasserüberflusses, wenn nicht gar direkten Wassermangels. Und trotz der feuchten Umgebung müssen daher diese höher organisierten Epiphyten der Mehrzahl nach sehr starke Schutzmaassregeln gegen Austrocknen treffen und so entsteht der eigenartig anmutende Gegensatz, dass im feuchtesten Walde Pflanzen mit ausgesprochen xerophilen Anpassungen in Menge angetroffen werden, wie: dicke fleischige Blätter (Farne, Orchideen, Peperomia etc.), Wasserreservoire in Form von Blattknollen (Orchideen) oder angeschwollenen Blattstielen (Philodendron cannifolium), Mantelblätter (Conchophyllum) und den Wirtsstämmen hohl aufliegende fleischige Stämme (Polypodium inbricatum), knolliges Aufschwellen der Stämme selbst vom Hypokotyl an (cf. Fig. 12, Myrmecodia), eigenartige Kannenbildung als Wasserreservoire oder doch Wasserkondensatoren, in welche die Wurzeln hinabreichen (Dischidia Rafflesiana), starke oder völlige Reduktion der Blätter, so dass die Wurzeln zu Assimilationsorganen werden müssen (Taeniophyllum Zollingeri).

Die zweite Kategorie ist hauptsächlich durch Araceen vertreten, Clusiaceen und Ficusarten. Erstere senden frei ihre Wurzeln direkt von den Ästen, wo sie ihren Wohnsitz aufgeschlagen haben, zum Boden hinab (Fig. 44), während Ficus und Clusiaceen am Wirtsstamme abwärts wachsend, diesen mit einer Röhre von sich verflechtenden Wurzeln umgeben, die schliesslich zu einer Erdrosselung der Wirtspflanze führen muss. In die Dicke wachsend ist sie nicht imstande, die ihr vom Epiphyten inzwischen angelegte Kette zu sprengen, da der zunächst unscheinbare Gast, über ihre Krone hinausgewachsen, ihr jede Ernährung und Wachstum durch Lichtentzug unmöglich gemacht hat.

Ein besonderes Interesse besitzt schliesslich die dritte Kategorie, welche mit Hilfe künstlichen Substrates sich zu überaus ansehnlicher Grösse zu entwickeln vermag. Dahin gehören eine Anzahl von Orchideen, die negativ geotropische Wurzeln von steifer sparriger Beschaffenheit entwickelnd (Grammatophyllum speciosum) in diesem Geflecht Humus ansammeln, der alsdann von den Nährwurzeln durchwachsen und ausgenutzt wird. In ähnlicher Weise sammeln sich in den grossen Nestern von Asplenium Nidus und Polypodium Heracleum und Meyenianum, hinter den Nischenblättern von Platycerium, Polypodium quercifolium und anderen, ansehnliche Massen von Humus, die ihren Pflanzen erlauben, ganz ausserordentlich stattliche Dimensionen anzunehmen. In anderer Weise haben die epiphytischen Bromeliaceen (18) sich entwickelt und wohl die beste Ausrüstung für epiphytische Lebensweise erworben. Sie bilden ihre Wurzeln nur als Haftorgane und nehmen Wasser und Nährlösung lediglich mit der



Fig. 44.

Epiphytische Vegetation im frisch angeschlagenen Regenwalde des tropischen Mexiko. Unten Sarcinanthus utilis, mit zweispaltigen Blättern. Weiter oben: Araceen und ganz oben neben Araceenblättern epiphytische Sträucher. In der Krone angesiedelte Araceen-Epiphyten senden ihre Wurzeln seilartig nach abwärts, um Verbindung mit dem Boden zu gewinnen.

Phot. von *G. Karsten.* (Bild bereits veröffentlicht in *Schimper*, Pflanzengeographie, Fig. 152.)

aufgerichteten Blattrosette auf, die als Wasserbehälter gestaltet ist. Am Grunde tragen ihre Blätter grosse blasebalgähnliche Haarschuppen, die bei Trockenheit der Epidermis angepresst als Schutzorgan gegen zu starke Verdunstung fungieren, bei Wasserzutritt durch ihre mit ganz dünnen und wasserdurchlässigen Wänden versehenen Ansatzstellen Flüssigkeit ins Blatt eintreten lassen. Andere, noch anspruchslosere Formen, wie vor allem die lange Schweife an den Bäumen ihrer Heimat bildende Tillandsia usneoides, haben die Fähigkeit erworben den nächtlichen Tau aufzufangen und lediglich mit seiner Hilfe längere regenlose Perioden zu überdauern. —

Schliesslich muss darauf hingewiesen werden, dass zur Erreichung eines epiphyten Wohnsitzes besondere Ausrüstung der Samen vorausgesetzt werden muss, so dass diese, sei es durch Wind oder Vögel auf die Baumäste gelangen können.

Die Epiphyten tragen nun in ganz ausserordentlicher Weise zur Ausfüllung des Raumes bei; ihnen ist es zuzuschreiben, dass kaum ein nackter Baumstamm zu erblicken ist. Bei nochmaliger Betrachtung der Fig. 43 werden zierliche Farnkräuter an jedem Farnbaumstamm deutlich sein und der rechts am Rande sichtbare Stamm eines Dikotylenbaumes lässt neben zahlreichen kleinen Farnen grössere und kleinere Rosetten von Bromeliaceen, steif abgerichtete xerophile Blätter von Orchideen mit ihren knolligen Verdickungen erkennen. Ebenso lässt der mächtige mit Kletteraraceen besetzte Stamm (Fig. 44) kein Fleckchen Stammoberfläche frei und an den Stämmen des Hintergrundes wird man ebenfalls sehen, dass das *Junghuhn*'sche Wort von dem „horror vacui" ebensowohl für den mexikanischen, wie den javanischen Regenwald der Tropen Gültigkeit besitzt.

Wendet man sich schliesslich noch dem Boden selbst zu, so ist hier dieselbe überraschende Fülle vorhanden. Zierliche Selaginellen in zahllosen verschiedenen Arten, jede etwas verschieden von den andern, bedecken den Boden mit ihren dorsiventralen Zweigen, deren vier Blattreihen ungleicher Grösse in seltener Regelmässigkeit miteinander abwechseln. Zwischen den Selaginellen sind Gräser und Kräuter sichtbar. So zeigt die Fig. 45 unten ziemlich in der Mittellinie eine kleine Rosette ungleich grosser behaarter Blätter, die eine leichte Asymmetrie ihrer beiden Blatthälften bereits trotz der geringen Entwickelung erkennen lässt. Es liegt voraussichtlich eine Gesneriacee (Klugiaart) vor. Die Blätter sind sammetig behaart, leicht benetzbar. Viel stärker ausgeprägt ist die Asymmetrie der Blatthälften an den die oberen Teile der Figur einnehmenden halbstrauchigen Zweigen einer Melastomacee, voraussichtlich einer der in Mexiko verbreiteten Centradeniaarten, die ausserdem die charakteristische Eigenschaft der Anisophyllie in hohem Grade zeigt, d. h. von den beiden Blättern eines Paares der decussiert beblätterten Pflanze ist das eine gross, das andere sehr stark reduziert. Eine weitere Beobachtung ist noch an diesen am Abhang überneigenden Blättern zu machen, sie besitzen die für ombrophile Pflanzen charakteristische Träufelspitze. Das Regenwasser wird, wie bei der Mehrzahl der Melastomaceen, sich in kurzer Zeit längs der Blattnerven bewegen und der geneigten Lage gemäss zur Spitze gelangen, dort andauernd abtropfen, so dass die ein wenig sammetige Oberfläche in kurzer Zeit wieder trocken gelegt sein muss. Das bunte Blattmosaik wird durch einzelne Wedel zierlicher Farne ver-



Fig. 45.

Abhang im mexikanischen Regenwald mit niederliegenden Zweigen einer anisophyllen fruchtenden Melastomacee (Centradenia?), Selaginellen, Farnen, einer Gesneriacee. Sammetblätter mit Träufelspitzen herrschen vor.

Phot. von *G. Karsten*. (Das Bild ist bereits veröffentlicht in Vegetationsbilder I. Taf. 24.)

schiedener Arten, durch lange Grasblätter und einzelne grössere, unseren Huflattichblättern ähnelnde Blattspreiten noch mannigfaltiger.

Eine ganz andere Ökonomie der Regenableitung ist für die rotgeaderten, dunklen, sammetgrünen Blätter jener Rubiacee in Fig. 46 anzunehmen. Die Blätter stehen schräg aufrecht, die Nervatur ist eingesenkt. Auch hier wird die Wasserbewegung der Nervatur folgen, aber das Wasser wird nicht gegen die Spitze, sondern am Stamme entlang abfliessen. Voraussichtlich wird sich die Blattneigung der älteren Pflanzen ändern müssen, denn die Ausbildung einer Träufelspitze ist auch hier nicht zu verkennen.

Ein letztes auf die Bodenvegetation derselben tropischen Regenwälder sich beziehendes Bild ist in Fig. 47 wiedergegeben. Die Mitte wird von einer Pileaart, einer Urticacee, eingenommen, die am besten als „Pilea selaginellifolia" bezeichnet werden könnte, da ihre Identifizierung mit einer der bekannten Arten nicht möglich ist. Gleich einer Selaginella besitzt sie vier Reihen ungleich grosser Blätter an den dorsiventralen Zweigen und gleicht einer freilich durch ihre Blatt- und Sprossgrösse auffallenden Selaginella auch darin, dass das Regenwasser am Stengel entlang schnell von Blatt zu Blatt weiterläuft, um am Sprossende abzutropfen oder der Sprossbasis zuzufliessen. Die grossen mit deutlicher Träufelspitze versehenen Anthuriumblätter darunter gleichen auffallend den in unsern Warmhäusern kultivierten Arten crystallinum und magnificum. Sie sind sehr tief dunkelgrün, mit helleren gegen die Spitze zu sich vereinigenden Adern versehen. Eine dritte charakteristische Pflanze ist die zackenblättrige Begonia, mit sammetartigen dunkelgrünen Blättern und ziemlich hoch aufgewölbten Pusteln, darin der bekannten B. smaragdina gleichend. Die scharf vorgezogenen Spitzen sind abwärts geneigt und stellen eine ganze Anzahl für das einzelne Blatt verfügbarer Träufelspitzen dar. Eine kleine buntblättrige Anoectochilus oder Goodyera ähnliche Orchidee vervollständigt das interessante Bild, das unter und neben diesen Bodenpflanzen noch ein dickes Moospolster hie und da verrät.

So stellt also der tropische Regenwald gleichsam ein vielstöckiges in allen Etagen reich bewohntes Haus vor, und wie durch das Oberlicht das gemeinsame Treppenhaus bis ins Parterre hinab hinreichendes Licht zugestrahlt erhält, so gebricht es auch im Tropenwalde nirgends an Licht, das den Pflanzen der verschiedenen Höhenlagen freilich in sehr verschiedenem Grade zuteil wird. Die am Standorte sich zusammenfindenden Pflanzen sind aber mehr oder minder voneinander abhängig. Wenn auch die zerrissenen Konturen der aus verschiedenartigen Bäumen sich bildenden oberen Kronenschicht viel Licht durchfallen lassen, dass jenes bezeichnende Halbdunkel erzeugt, so schatten sie doch wieder hinreichend, um die hygrophilen Pflanzen des Unterholzes, die zarten Baumfarne und besonders die so mannigfaltig abgestuften Epiphyten und die schwanken Lianenstämme vor den Strahlen tropischer Sonne zu schützen. Wiederum im Schatten des Unterholzes gedeihen erst die bunt- und sammetblättrigen, den höchsten Grad der Ombrophilie erreichenden Kräuter, aus deren Schar nur einige vorgeführt werden konnten. Neben den ihre Spreite schnell mit Hilfe der Träufelspitze trockenlegenden Formen ist aber hier auch jener zartblättrigen Hymenophyllum- und Trichomanesarten zu gedenken, die nach Art typischer Wasserpflanzen stets auf tropfbar flüssiges Wasser angewiesen sind, und diese ihre Lebensbedingung auch wirklich am Grunde der tropischen Regen-



Fig. 46.
Bodenvegetation im tropischen Regenwald Süd-Mexikos. Bunte Sammetblätter einer Rubiacee.
Phot. von *G. Karsten*. (Bereits veröffentlicht in *Schimper*, Pflanzengeographie.)



Fig. 47.

In der Mitte des Bildes eine anisophylle Urticacee (Pileaart), darunter ein sammetblätteriges Anthurium (Anthurium crystallinum-ähnlich). Zwischen Pilea und Anthurium eine sammetblättrige Begonia mit grossen Blattpusteln und scharf ausgezogenen Träufelspitzen. Ganz rechts ein anderes Anthurium. Über der Pilea eine kleine buntblättrige Orchidee (Goodyera?). Stämme und Boden mit Moosen und Selaginellen bekleidet.
Phot. von *G. Karsten.* (Bild bereits veröffentlicht in Vegetationsbilder I, Taf. 23.)

wälder verwirklicht finden, sei es durch den häufigen Regenfall, sei es durch das überschüssige Leitungswasser, welches von den über ihnen befindlichen Blattetagen aus den Hydathoden und Wasserspalten abgeschieden wird. —

Licht und Feuchtigkeit sind, neben der in den Tropen vorhandenen Temperatur, also die Grundbedingungen für die Möglichkeit eines so reich gegliederten und überall so mannigfache gegenseitige Abhängigkeiten zeigenden Gesamtorganismus, wie der tropische Regenwald ihn darstellt. Es ist hier angebracht noch einmal darauf hinzuweisen, dass *Wiesner*'s photometrische Untersuchungen u. a. auch ergeben hatten, dass bei hoher Temperatur die Pflanzen ein relativ geringeres Lichtbedürfnis besitzen. Das dürfte für viele, vielleicht alle, den Boden tropischer Regenwälder deckenden Pflanzen zutreffend sein, für die schliesslich ja nur sehr wenig Licht übrig bleiben kann. Wird der Habitus der einzelnen Pflanze in erster Linie durch das ihrer Ausrüstung entsprechende Wasserbedürfnis bestimmt, so tritt beim Zusammenleben der Pflanzen in geschlossenen Beständen die Abhängigkeit vom Lichte, das die Standorts-Genossen den einzelnen Individuen zukommen lassen, als gleichmächtiger Faktor hinzu, wie die wenigen näher skizzierten Beispiele der voller Belichtung unterworfenen Grasfluren, der verschieden starkes Innenlicht erhaltenden temperierten und tropischen Waldformen erweisen.

Literatur.

1. *M. Treub*, Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. Ann. de Buitenzorg. VII. 213. 1888. — *O. Penzig*, Fortschritte der Flora des Krakatau. Ann de Buitenzorg. XVIII. 92. 1902. — *A. Ernst*, Die neue Flora der Vulkaninsel Krakatau. Zürich 1907. — *Derselbe*, Besiedelung vulkanischen Bodens auf Java und Sumatra. Vegetationsbilder. VII. Heft 1 u. 2. 1908.
2. *A. F. W. Schimper*, Physiologische Pflanzengeographie. Jena 1898.
3. *H. Hesselmann*, Pflanzenleben schwedischer Laubwiesen. Beitr. Bot. Centralbl. 1904. 311.
4. *P. Graebner*, Die Heide Norddeutschlands. Vegetation der Erde. V. Lpzg. 1901.

5 u. 6. Diese Schilderungen nach *A. Engler*, Die Pflanzenwelt Afrikas. Vegetation der Erde. I. 1—3. 1910. II. 1908. Leipzig, und den bei *A. F. W. Schimper*, Pflanzengeographie, 389 ff. gegebenen Auszügen.

7. *J. Wiesner*, Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiet. K. K. Akad. Wien. Sitz.-Ber. math.-natur. Bl. Bd. 102. Abt. 1. 1893. — *Derselbe*, Unters. über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Kairo und Buitenzorg. Ibidem Bd. 104. Abt. 1. 1895. — *Derselbe*, Der Lichtgenuss der Pflanzen. Photometr. und physiolog. Unters. mit bes. Rücksichtnahme auf Lebensweise, geographische Verbreitung und Kultur der Pflanzen. Leipzig 1907.
8. *Fr. Oltmanns*, Über die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihren Einfluss auf die Wasserverteilung im Boden. *F. Cohn*'s Beitr. zur Biologie der Pflanzen. IV. 1. 1884.
9. *E. Stahl*, Sinn der Mycorrhizenbildung. l. c. 614 f. — *J. Wiesner*, Lichtgenuss der Pflanzen. 1907. 214 f.
10. *M. Treub*, Les bourgeons floraux de Spathodea campanulata. Ann. de Buitenzorg. VIII. 38. 1900. — Ferner *S. H. Koorders*, Blütenknospen-Hydathoden einiger tropischer Pflanzen. Ann. de Buitenzorg. XIV. 354.
11. *M. Treub*, L'organe femelle et l'embryogénèse dans le Ficus hirta. Ann. de Buitenzorg. XVIII. 123. 1902.

12. *A. F. W. Schimper*, Pflanzengeographie, l. c. S. 360. — *S. H. Koorders*, Notizen mit Abbildungen einiger interessanter cauliflorer Pflanzen. Ann. de Buitenzorg. XVIII. 82. 1902.
13. *A. F. W. Schimper*, Pflanzengeographie, l. c. S. 308. — *G. Haberlandt*, Eine botanische Tropenreise. Lpzg. 1893. S. 28.
14. *Fr. Junghuhn*, Java, Seine Gestalt, Pflanzendecke und innere Bauart, übers. von *J. K. Hasskarl*. Lpzg. 1852. Bd. II. 319. Leider wird dieser Javanische Humboldt weniger gelesen als nur beiläufig erwähnt.
15. *W. Burck*, Sur l'organisation florale chez quelques Rubiacées. Ann. de Buitenzorg III. 105. 1883.
16. *A. F. W. Schimper*, Die epiphytische Vegetation Amerikas. Bot. Mitteil. aus den Tropen. 2. Jena 1888. — *K. Goebel*, Pflanzenbiolog. Schilderungen. III. Epiphyten. Marburg 1889. — *G. Haberlandt*, Botan. Tropenreise l. c. 1893. 159. — *G. Karsten*, Epiphytenformen der Molukken. Ann. de Buitenzorg. XI. 117. 1895.
17. *K. Giesenhagen*. Die Moostypen der Regenwälder. Ann. de Buitenzorg. Supplément. 3. 711. London 1910.
18. Vergl. hierzu *Schimper*, Epiphyten l. c. S. 66 ff. und *C. Mez*, Physiolog. Bromeliaceenstudien. *Pringsheim*'s Jahrb. XL. 157. 1904.

Es ist hier versucht worden, unsere Kenntnisse von der Öcologie der Pflanzen in den verschiedenen Entwickelungszuständen und in den wichtigsten Funktionen des Pflanzenlebens zusammenfassend zu schildern. Dass diese Schilderung keine in alle Einzelheiten eindringende sein konnte, dass sie in mancher Beziehung einseitig sein musste, ist mir bewusst. Wenn sie aber zu weiterer Untersuchung der biologischen Fragen, die die Pflanzenwelt überall stellt, und die bisher eine etwas stiefmütterliche Behandlung seitens der herrschenden Richtungen der Botanik erfahren haben, anregen sollte, so ist der Zweck dieser Zeilen erfüllt.

Biologie der Tiere

von

Max Weber,
Professor in Amsterdam.

Einleitung.

Die nachfolgenden Zeilen wollen das Tier von seiner Geburt bis zu seinem Tode auf seinem Lebenswege begleiten. Es soll ihre Aufgabe sein, seine Form, sein Wachstum, seine Abhängigkeitsverhältnisse zu seiner Umgebung, seine Beziehungen zu Artgenossen, zu anderen Tieren und umgekehrt deren Einfluss auf dasselbe zu betrachten. Sein Bau aber und die Funktion seiner Organe, die Seiten mithin, welche die Anatomie und Physiologie zum Vorwurf hat und welche die Grundlage auch unserer Betrachtung bilden, sollen nur gestreift werden.

Die Behandlung unseres Themas wird in erster Linie eine beschreibende sein, die sich an die beobachtbaren Erscheinungen hält, wie die Natur sie uns in ihrem unveränderten Verlaufe bietet.

Gegenüber Hypothesen, die das Leben erklären, sei es als eine Reihe physikalischer und chemischer Erscheinungen, sei es als Äusserung einer besonderen Lebenskraft, werden wir uns agnostisch verhalten und nur Tatsachen das Wort geben.

Insoweit unser Thema dem Experiment und damit der Forschungsweise zugänglich ist, die in erster Linie den gesetzmässigen Abhängigkeitsverhältnissen der Erscheinungen bei den lebenden Wesen nachgeht, fand es seine Behandlung im ersten Teile dieses Buches.

Für uns ist mit *Roux* (1905) das lebende Tier ein Naturkörper, der aus in ihm liegenden Ursachen sich verändert, das Veränderte ausscheidet und durch Aufnahme von Nährstoffen wieder durch Gleiches ersetzt. In diesem Stoffwechsel erhält er sich also durch Selbstneubildung (Assimilation), die im Überschuss als Wachstum erscheint. Dem lebenden Tiere ist ferner Selbstbewegung eigen und damit das Vermögen der Teilung. Hierauf beruht seine Reproduktion und die Übertragung seiner Eigenschaften auf seine Teilprodukte, somit die Vererbung auf seine Nachkommen.

Mit *Roux* erkennen wir, dass alle obengenannten Leistungen sich unter Selbstregulation vollziehen: einer weiteren Eigenschaft der Lebewesen, die es ermöglicht, dass diese Leistungen auch statthaben unter wechselnden Verhältnissen. Die Anpassung des Organismus an veränderte Umstände, die seine Selbsterhaltung erhöht und die Dauerfähigkeit der Arten bedingt, erscheint damit als wesentlicher Teil der Selbstregulation.

1. Kapitel.

Wachstum, Lebensdauer, Tod.

Sehen wir ab von einem geringen Teil der einzelligen Tiere, die auf der untersten Stufe des Lebens stehend, äusserlich gestaltlos erscheinen, aber auch dies wieder in für sie charakteristischer Weise, so finden wir bei allen übrigen Tieren eine für jede Art typische Gestalt. Wir müssen sie als etwas Gegebenes hinnehmen, dem Organismus die Fähigkeit der Selbstgestaltung zuerkennen, das formbildende Vermögen also, wonach ein Neues geschaffen wird nach dem Muster des Ursprünglichen. Deutlich ist diese Leistung dem einzelligen Organismus eigen, der sich teilt, und auf dessen Teilstücke, neben der Funktion, die Form des Ganzen übertragen wird. Weiter besitzt sie das befruchtete Ei, an dessen Aufbau beide Eltern sich beteiligten. Es „entwickelt“ sich, erfährt also Formveränderungen, die schliesslich zur Gestalt der Eltern führen.

Die Fähigkeit diese Wiederholung zu vollziehen, die Gestalt der Eltern zu erben, erscheint gewissermassen als ein der tierischen Substanz als solcher angehöriges Erinnerungsvermögen, da neben den Keimzellen auch die Körperzellen, wenn auch in beschränkterem Maasse. dasselbe besitzen. Dies lehrt neben der Regeneration, wie sie namentlich das Experiment uns enthüllt, die ungeschlechtliche Reproduktion der Mehrzelligen. Handelt es sich bei dieser um Teilung, so wohnt jedem Teilstück das Vermögen inne, das Verlorene und eben nur dieses, und zwar in typischer Weise, wieder hervorzubringen. Bei der Knospenbildung vermag bereits ein kleiner, vom Muttertier sich loslösender Teil dies zu tun. Noch einen Schritt weiter begegnen wir dem unbefruchtet sich entwickelnden Ei der parthenogenetischen Tiere, das als einzige Zelle eines Elters dessen Gestalt vollkommen reproduziert. Endlich wissen wir, dass bei den Protozoen von allen Punkten des Körpers aus das Ganze restituiert werden kann (*Nussbaum* 1886).

Wenn wir die für jede Tierart charakteristische Gestalt in letzter Linie als Resultante ansehen von Vererbung und Anpassung, dann gilt als ihre erste Bedingung das **Wachstum**, da mit ihm Gestaltsveränderung verbunden ist.

Was den Begriff Anpassung anlangt, dem wir oft begegnen werden, so umfasst er den Vorgang des Sichanpassens und den Zustand des Angepasstseins. Beidemale begreift er das Zweckmässige im Bau und in der Reaktionsfähigkeit des Organismus. Erkennen wir mit *Darwin* die Fähigkeit des Variierens der Arten, die Konkurrenz der Individuen, die Selektion und Erhaltung des Passendsten, so erklärt sich damit das Angepasstsein. Das Sichanpassen aber, wenn es mehr ist als gesetzmässige Abhängigkeit von der Umgebung, wenn es die Fähigkeit des Organismus ausspricht, der Umgebung entsprechend sich zweckmässig, existenzfördernd einzurichten, zu ändern, liegt mehr auf dem Gebiete *Lamarck*scher Naturauffassung.

Organisches Wachstum in engerem Sinne, **Wachstum der Zelle** also, können wir mit *Davenport* (1899) definieren als Zunahme ihres Volumens, insoweit dies beruht:

1. auf Zunahme des Protoplasmas durch Aufnahme von Stoffen von aussen und Assimilation derselben, wodurch nicht nur der durch den Stoffwechsel erlittene Verlust an lebendiger Substanz wiederhergestellt, sondern diese im Überschuss geliefert wird;

2. auf Zunahme des Zellsaftes (Chylema), in erster Linie durch Aufnahme von Wasser;

3. auf Ein- und Anlagerung von inneren und äusseren Plasmaprodukten, die bald als Umwandlung, bald als Abscheidung des lebensfähigen Protoplasmas erscheinen, dessen Zusammensetzung aber nicht besitzen.

Was für die wachsende Zelle gilt, kann direkt übertragen werden auf die einzelligen Organismen. Bei den mehrzelligen, die aus einem Ei entstehen, hebt das Wachstum damit an, dass die Eizelle sich teilt. In den ersten Stadien dieser Teilung der Keimzelle, die als Furchung bekannt ist, wachsen die Teilstücke nicht; jede Furchungszelle besitzt demnach nur einen dünnen Protoplasmamantel um ihren hoch-aktiven Kern, eine Eigenschaft, die den embryonalen Zellen im allgemeinen zukommt. Anfänglich behält somit der Keim seine ursprüngliche Grösse. Wir können demnach in diesem Stadium mit *Rauber* von numerischem Wachstum sprechen. Ihm folgt das Stadium des trophischen Wachstums, in dem die einzelne Zelle sich vergrössert durch die 3 Phänomene, die oben genannt wurden.

Von diesen ist die Zunahme des Protoplasmas durch Aufnahme von festen, flüssigen und gasförmigen Nährstoffen am längsten bekannt. Die Bedeutung des zweiten Wachstumsphänomenes, die Zunahme des Zellsaftes, wurde früher unterschätzt. Hauptsächlich als Wasser das Protoplasma durchtränkend, spielt seine Vermehrung eine bedeutende Rolle gerade in den Phasen schnellen Wachstums. Eine Tabelle *Davenport*'s über die relativen Gewichte der Trockensubstanz und des Wassers in der wachsenden Froschlarve möge dies verdeutlichen:

Datum	Tage nach dem Auskriechen	Durchschnitts-Gewicht in mg.	Gewicht der Trocken-substanz	Gewicht des Wassers	Prozent an Wasser
2. Mai	1	1,83	0,83	1,03	56
3. „	2	2,00	0,83	1,17	59
6. „	5	3,43	0,80	2,63	77
8. „	7	5,05	0,54	4.51	89
10. „	9	10,40	0,72	9,68	93
15. „	14	23,52	1,16	22,36	96
10. Juni	41	101,0	9,9	91,1	90
23. Juli	84	1989,9	247,9	1742,0	88

Gegenüber den beiden erstgenannten Wachstum-Phänomenen tritt das dritte als allgemeines zurück. Es hat einen mehr artlichen und lokalen Charakter. Es äussert sich als Einlagerung von Fetten, Secreten, Glycogen, geformtem Dottermaterial, Flüssigkeits- und Gasvacuolen usw., um von anderen inneren Plasmaprodukten, denen bleibend eine Funktion in der Zelle zugeteilt ist,

wie Horn-, Kiesel- und Kalkskelete, ganz zu schweigen. Als äussere Plasmaprodukte haben bei Tieren die Cuticulae zu gelten, welche die Zellen der Innenfläche des Darmes und der Hautdecke mit zartem oder dickem Häutchen einseitig bedecken, ferner die allseitig von benachbarten Zellen abgeschiedenen und unter sich verschmelzenden Intercellularsubstanzen wie beim Knorpel.

Wir würden am liebsten diese 3 Arten der Volumszunahme als aktives Wachstum bezeichnen, da sie auf Aktivität des Protoplasmas beruhen, gegenüber anderen Arten der Volumszunahme des Organismus, bei denen sich die Zellstruktur passiv verhält. Hier hat Vergrösserung des Körpers statt ohne Vermehrung der Masse der organischen Substanz, also das was *Roux* dimensionales Wachstum genannt hat.

Als Beispiel für letzteres dürfte gelten Gewichtszunahme durch Aufnahme von Wasser, wie sie statthat bei Versetzung von marinen Fischen in Süsswasser. Dies beruht auf osmotischen Prozessen, die auch wohl mitbedingend sind bei der Schwellung der Haut der Frösche, wenn sie die Winterquartiere verlassen und zur Paarung schreiten. Dimensionales Wachstum erzielen ferner die Holothurien durch Wasseraufnahme in die Wasserlungen. Und wenn *Künkel* (1903) berichtet, dass aus dem Winterschlaf erwachte Weinbergschnecken soviel Wasser tranken, dass sie ihr Gewicht um 48% vermehrten, so fällt dies auch wohl unter diesen Gesichtspunkt.

Auch Aufnahme von atmosphärischer Luft kann den Körper vergrössern. So ist Schädelvergrösserung bei vielen Säugern hervorgerufen durch Lufträume in den Knochen, womit wieder korrelativ Zunahme der Muskulatur statthat. Die Lunge vergrössert sich bleibend mit dem ersten Atemzuge, der sie mit Luft füllte und subcutane Luftsäcke lassen manchen Vogel umfangreicher erscheinen. Erwachsene Ephemeridenlarven steigen vom Boden zur Oberfläche des Wassers empor durch Luft im Darmkanal sowie zwischen neuer und alter Haut, die letztere ausdehnt. Die aus dem Ei geschlüpfte Larve des grossen Wasserkäfers (Hydrophilus) vergrössert sich in wenigen Minuten durch Aufnahme von Wasser und durch Füllung der Tracheen mit Luft. Der letztgenannte Faktor entfaltet auch die Flügel des eben ausgeschlüpften Schmetterlings. So sind der Beispiele mehr für solches, der Zellstruktur gegenüber passives Wachstum.

Solange beim Wachstum des mehrzelligen Organismus ausschliesslich die 3 oben genannten Phänomene der wachsenden Zelle sich betätigen, handelt es sich nur um diffuses Wachstum. Dies ist anfänglich meist das herrschende. Zur weiteren Formbildung ist aber ungleiches Wachstum benötigt, das als lokales Wachstum in so sichtbarer Weise z. B. bei der Bildung der Gliedmassen der Froschlarve, nachdem bis dahin diffuses Wachstum ihren Körper vergrösserte, in die Erscheinung tritt.

Als weitere Erscheinung gesellt sich die Zellwanderung hinzu: die Fähigkeit, wenn auch nicht aller, dann doch vieler Zellen in bestimmter Richtung zu wandern, wohl einem Reizmittel entgegen. Sie spielt in mehr lokaler Weise eine Rolle, wie bei der Bildung und dem Wachstum des Mesenchyms oder noch spezieller beim Wachstum des knorpelig vorgebildeten Knochens.

Hiermit sind wir bereits an das **Wachstum der Organe** herangetreten, das beherrscht wird durch Zelldifferenzierung, insofern differentielles

Wachstum einzelner Zellen oder Zellgruppen die wesentlichste Rolle spielt bei der Ausbildung der differenten Organe, diese erst funktionfähig macht und die artliche Differenzierung der Organismen zum Austrag, ihre artliche Gestaltung zum Ausdruck bringt.

Im Hinblick hierauf ist weiter von Bedeutung, dass der Wachstumsprozess der verschiedenen Organe eines Tieres kein gleichmässiger ist; ferner dass dies in nicht minderem Maasse gilt für die gleichwertigen Organe verschiedener Tierarten.

Stellen wir die Organogenese unter die Herrschaft der Phylogenese, sagen wir also mit *Haeckel* „die Ontogenie oder Entwickelung des Individuums ist nur eine kurze Wiederholung der Phylogenie oder der Entwickelung des zugehörigen Stammes", so hat dies „biogenetische Grundgesetz" eine Einschränkung zu erfahren. Lautet nämlich seine Interpretation dahin, dass in der individuellen Entwickelung früh entstehende Organe auch in der stammesgeschichtlichen Entwickelung früh erscheinen, und dass umgekehrt stammesgeschichtlich spät erworbene Organe ebenfalls erst spät im Embryo auftreten, erwartet man also eine auch zeitlich gleiche Wiederholung der phylogenetischen Entwickelungsstufe in der individuellen Entwickelung, so entspricht dem der wirkliche Tatbestand nur teilweise. Dieser lehrt vielmehr, dass jedem Organ eine eigene Schnelligkeit des Wachstums zukommt, entsprechend der Tierart. Es zeigt sich eine Heterochronie im Wachstum. Dasselbe ist für das eine Organ beschleunigt, für das andere verlangsamt, je nach der Species.

Diese zeitliche Verschiebung entspricht häufig der Rückbildung bezw. der höheren Entfaltung, zuweilen auch der Bedeutung, die ein gewisses Organ für eine Tiergruppe hat. So tritt bei Säugern die Anlage der Milchdrüse früh in die Erscheinung, obgleich sie ein verhältnismässig später Erwerb ist, verglichen mit dem Gebiss z. B., das trotz seines hohen phyletischen Alters erst spät auftritt. Innerhalb dieses Gebisses kann aber ebenfalls wieder Verlangsamung (retardatio) in der Entwickelung auftreten. So ist die epitheliale Anlage des Weisheitszahnes noch im 4. Lebensjahre nur erst eine geringe, und erst beim erwachsenen Menschen bricht dieser „retardierte" Zahn durch.

Solche Verlangsamung ist wohl zu unterscheiden von der Abkürzung (abbreviatio) der Entwickelung eines Organes, wobei es sich um ein frühzeitiges Aufhören des Wachstumsprozesses handelt. Dies kann so spät eintreten, dass ein Organ noch die verschiedenen Gewebsstufen durchmacht, die es auch bei voller Entfaltung durchlaufen würde. Die äusseren und inneren Zehen der Wiederkäuer z. B. erleben noch ein knorpeliges und knöchernes Stadium, bleiben dann aber als die bekannten rudimentären Afterklauen auf geringer Grösse stehen. Es handelt sich hierbei also um Rudimentärwerden von Organen oder Organteilen, das uns noch beschäftigen wird (S. 342). In vielen anderen Fällen hört jedoch das Wachstum auf, ehe das regressive Organ den Höhepunkt seiner geweblichen Differenzierung erreicht hat. Das gilt z. B. für das Knorpeligbleiben des Skeletes mancher Tiefseefische, deren littorale Verwandte ein normales knöchernes Skelet aufweisen.

Der Grad der Differenzierung, die Reihe von Formveränderungen also, welche der wachsende Organismus erfährt, gibt uns Anlass von niederen und höheren Formen unter den Metazoen zu reden. Diesen Begriffen fehlt jede

scharfe Begrenzung, sie beruhen aber auf der Erkenntnis, dass die Höhe der Differenzierung oder des Entwickelungsgrades, also die Entwickelungshöhe eines Organes, einer Organgruppe, endlich des ganzen Organismus, dem Abstand vom Entwickelungsgrade des stammesgeschichtlichen Ausgangspunktes entspricht. Hierbei ist aber zu beachten, dass durch einseitige Differenzierung spezielle Einrichtungen ähnliche Organisationshöhe bei Tieren erreichen können, die bezüglich ihrer übrigen Organisation auf sehr verschiedener Höhe stehen. Dies lehrt z. B. der komplizierte Geschlechtsapparat des übrigens so einfachen Organismus einer Turbellarie, verglichen mit dem des soweit höher organisierten Menschen, bei dem die Komplikation des Geschlechtsapparates zurücksteht gegenüber dem einer Turbellarie. Die Präponderanz des Menschen liegt in seinem Gehirn und seinem aufrechten Gang und was daran adnex ist, während hinwiederum seine Handwurzel, seine Wirbelsäule im Grade ihrer Differenzierung vom Pferde z. B. weit übertroffen werden.

Allgemeiner noch ist ferner zu beachten, dass die Entwickelungshöhe, also der Grad der Differenzierung, und die Anpassungshöhe, also das Maass der Dauerfähigkeit eines Organismus: der Umfang somit, in welchem er an seine Umgebung angepasst ist, um sich und seine Nachkommen am Leben zu erhalten, durchaus nicht gleich zu sein brauchen. Die Anpassungshöhe eines Parasiten wie der Bandwurm ist wohl kaum geringer als die einer Fledermaus; das gilt aber nicht für ihre Entwickelungshöhe. Gegenüber der Fledermaus mit ihren zahlreichen Differenzierungen erscheint der Bandwurm als ein von der Entwickelungshöhe seiner Vorfahren herabgestiegener, degenerierter Organismus.

Wenn die Organe funktionsfähig geworden sind, können wir sie als ausgebildet bezeichnen; erwachsen sind sie erst, wenn sie ihre definitive Grösse erreicht haben und meist eine Zeitlang auf dieser Höhe sich erhalten, um darauf in verschiedenem Maasse und in verschiedener Schnelligkeit dem regressiven Prozess der senilen Veränderung, der **Senescenz** anheimzufallen, der zum Tode führt (S. 347).

Eine scharfe Grenze zwischen der progressiven Entwickelung und dem Rückgang lässt sich nicht ziehen, abgesehen davon, dass sie nicht für alle Organe eines Tieres zeitlich die gleiche wäre.

Wir verfügen nur erst über geringe Kenntnisse auf diesem Gebiete. Dass rückgängige Prozesse aber bereits unerwartet früh eintreten können, erhellt aus *Minot*'s (1890)[1]) Wägungen über die tägliche prozentische Zunahme des ursprünglichen Gewichtes des wachsenden Meerschweinchens. Betrug dieselbe anfänglich 5—6 %, so nimmt sie fast von der Geburt, deutlicher etwa vom 15. Tage nach derselben, beständig wenn auch unregelmässig und langsam ab. Nebenstehende Figur zeigt, in welcher Weise dies Maass des Wachstums vermindert und dass somit im Leben des Meerschweinchens keine Periode der Entwickelung von einer des Rückganges sich abhebt. Wenn sich auch gegen *Minot*'s Tabelle anführen liesse, dass z. B. der Wassergehalt des Gewebes, der gerade in der Periode schnellsten Wachstums am grössten ist, unberücksichtigt blieb, so zeigt sie doch anderseits, dass während der 200 Beobachtungs-

1) Das neue Werk von *Ch. S. Minot*, The problem of age, growth and death 1908, kam leider zu spät zur Kenntnis des Verfassers, um benutzt zu werden.

tage der Körper sich zwar stets weiter entwickelt, dass aber die Fähigkeit der Entwickelung beständig abnimmt.

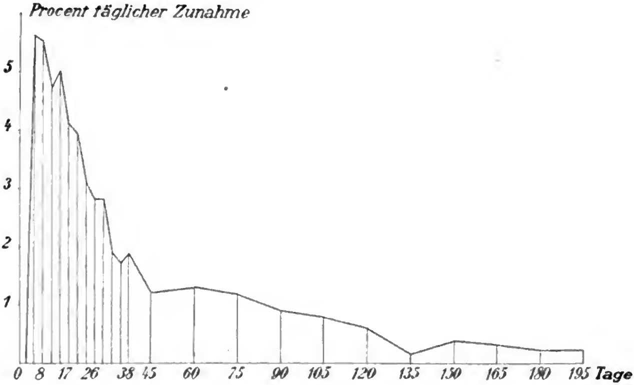


Fig. 1.

Das gleiche lehrt, um ein Beispiel aus einer anderen Tiergruppe zu nennen, das Wachstum des amerikanischen Hummers, wie es sich äussert im Maasse der prozentischen Zunahme innerhalb des Zeitraumes zwischen zwei Häutungen. Solcher Häutungen macht der Hummer im 1. Lebensjahre zwölf durch mit stets zunehmendem Zwischenraum, wie aus folgender Tabelle *Hadley*'s (1906) hervorgeht:

Stadium	Länge	Dauer des Stadiums	Zunahme in Prozent
1	8,2 mm	2 Tage	
2	9,6 „	4 „	17,0
3	11,4 „	5 „	19,2
4	13,5 „	ca 12 „	18,6
5	16,0 „	ca. 11 „	15,0
6	18,8 „	12,5 „	19,9
7	22,5 „	14 „	21,0
8	26,5 „	15,5 „	17,0
9	32,0 „	21 „	21,0
10	37,9 „	25 „	17,0
			Mittel: 18,3

Diese besagt also, dass die Anzahl Tage, benötigt um eine Zunahme von ca. 18 % der Länge zu erzielen, beständig grösser wird; mit anderen Worten, dass die Fähigkeit der Entwickelung sich beständig vermindert. Dementsprechend häutet sich der Hummer denn auch im 2. Lebensjahre nur noch viermal, im 3. nur noch zweimal, und so werden die Zwischenräume zwischen zwei Häutungen

stets länger, so dass die 32. Häutung erst in das 20. Jahr fällt, wobei gleichzeitig die prozentische Längenzunahme bei jeder Häutung beständig eine geringere wird.

Auch bei Knochenfischen nimmt das Längenwachstum von einem gewissen Alter an relativ sehr schnell und stetig ab. Nach *Heincke* (1908) tritt dies bei den weiblichen Nordseeschollen meist im 9. bis 12. Lebensjahre ein, bei einer Körperlänge von 50 bis 55 cm. Um jetzt noch 10—15 cm weiter zu wachsen, gebraucht die Scholle ganze 12 bis 20 Jahre.

Dieser Abnahme an Entwickelungsenergie liegt eine Abnahme an Lebensenergie der Zellen zugrunde, die Hand in Hand geht mit morphologischen Veränderungen derselben.

Gehen wir den feineren Geschehnissen des Wachstums nach, so müssen wir festhalten, dass das befruchtete Ei nicht differenziert, dass es isotrop (*Pflueger*) ist; dass seine konstituierenden kleinsten Teile, seine Microsomen oder mit welchem Namen wir sie belegen, trotz ihrer Ungleichartigkeit, die aber erst bei weiterer Entwickelung und Differenzierung zutage tritt, einander in Gleichgewicht halten.

Es zeigt sich weiter, dass es sich in den ersten Phasen des werdenden Organismus darum handelt den Kernstoff zu vermehren. Es geschieht dies zunächst in dem anfänglich protoplasmareichen Ei und führt zu dessen Teilung. Von diesen Teilprodukten, den Furchungszellen, wurde bereits auf S. 331 gesagt, dass in ihnen die Masse des Protoplasmas gegenüber dem Kern zurücktritt, so dass letzterer nur von einem dünnen Mantel von Protoplasma umgeben erscheint. Gleichzeitig tritt aber Differenzierung dieser Zellen ein; die ursprüngliche Fähigkeit der Eizelle, jede Art von Gewebe des späteren Körpers zu liefern, geht ihnen verloren und macht Platz für die beschränktere Fähigkeit, sich zu specifischen Geweben fortzuentwickeln, eine Differenzierung somit, die sich mit fortgesetzter Teilung stets mehr accentuiert. Solchen embryonalen Zellen morphologisch gleichartige finden sich bei der Selbstteilung solcher fertigen Organismen, wie die Borstenwürmer Lumbriculus und Ctenodrilus, die sich durch Teilung vermehren, und zwar an der „Wundfläche“ des Teilstückes, aus dem sich das verlorengegangene Stück regenerieren muss. In dieser Regenerationszone sind dann diese protoplasmaarmen, in hohem Maasse teilungsfähigen Zellen in voller Lebenstätigkeit. Sie sind es auch, die bei der Fortpflanzung durch Knospung, wie bei vielen Cnidariern, von beschränkter Stelle des Muttertieres aus ein neues Individuum entstehen lassen. Selbstteilung und Knospung sind ihrem Wesen nach aber nur Arten der Regeneration, sie beruhen auf dem Regenerationsvermögen, auf der Fähigkeit des tierischen Körpers verloren gegangene Körperteile durch gleichartige zu ersetzen, eine Fähigkeit, die im allgemeinen bei niedriger Organisationsstufe, bei niedriger Differenzierung also, ebenso wie im Embryo eine weit bedeutendere ist als bei höherer Differenzierung und demgemäss auch im erwachsenen Tiere. So hat sich die Regenerationskraft bei Säugern schliesslich nur noch als „Wundheilung“ erhalten. (S. 1 ff.)

Auch bei der Regeneration sehen wir, dass dem Gewebe, dem die Bildung verloren gegangener Gewebe obliegt, der Charakter jugendlichen Gewebes, sagen wir embryonaler Zellen, eigen ist.

Überall, wo das Wachstum in vollem Gange ist, begegnen wir also diesen Zellen mit jugendlichem Charakter. Er erhält sich im Gewebe mancher Körperteile zeitlebens, so in der tiefen Lage der Epidermis der Wirbeltiere. Meist aber geht er verloren bei der Differenzierung der Zellen im Hinblick auf die Gewebebildung. Diese hat in ganz bestimmter Richtung statt, womit die Produktionsfähigkeit der Zellen einerseits beschränkt und schliesslich aufgehoben wird, gleichgültig ob ihr Protoplasma Muskelfibrillen oder Nervenfasern entstehen lässt, ob es aufgeht in secretorischer Funktion einer Drüse oder andere Protoplasmaprodukte liefert oder aber einen epithelialen Charakter sich bewahrt. Früher oder später treten an Stelle der konstruktiven Tätigkeit der Zellen destruktive Prozesse, häufig eingeleitet durch Volumszunahme, endlich Hypertrophie des Protoplasmas oder der Kernmasse; häufig andere Erscheinungen der Degeneration, Zeichen der Altersschwäche, der Senescenz der Zellen, welche allmählich ihre Vitalität und damit die des Gewebes schmälern, schliesslich aufheben und somit zum Tode der Zellen und Gewebe führen.

So hat uns unsere Betrachtung von der Produktion zur Differentiation und schliesslich zu den Alterserscheinungen und zum Tode der Zelle geleitet. Wir werden den letztgenannten Punkten später wieder begegnen, haben aber zunächst andere Fragen zu beantworten, die sich dem Begriff des Wachstums unterordnen.

Der Wachstumsprozess ist wohl nur ausnahmsweise ein durchaus kontinuierlicher. Was z. B. unsere Figur auf S. 335 enthüllt, ist wohl nur ein Beispiel für die allgemein vorkommende Unregelmässigkeit im Wachstum der Organismen. Dasselbe steht unter dem Einfluss zunächst der Umgebung, wenn wir hierunter all die physikalischen und chemischen Faktoren verstehen, die als Reize von aussen auf die Lebensfunktionen wachsender Organismen einwirken. Nahrung im weitesten Sinne, Licht, Zusammensetzung des Wassers, worin ein Tier lebt, Temperatur sind ebenso viele äussere Faktoren der Beschleunigung oder Verlangsamung des Wachstums, aber ganz anderer Art als die oben besprochene Acceleration und Retardation, die auf ererbter Basis aus inneren Ursachen hervorgehen.

Einige Beispiele mögen das Gesagte, das uns später bei Erörterung der Lebensbedingungen der Tiere noch beschäftigen muss, erläutern. So hat bereits vor langem *Barfurth* gezeigt, dass der Hunger insofern ein förderndes Prinzip bei der wachsenden Froschlarve sein kann, als sie bei Nahrungsmangel die Stadien der Metamorphose rascher durchläuft. Bei derselben Froschlarve wies *O. Hertwig* (1898) den Einfluss von Temperaturunterschieden auf die Schnelligkeit des Wachstums nach. Ein bestimmtes Stadium der Entwickelung gebrauchte zu seiner Vollendung eine für jeden Temperaturgrad verschiedene, genau normierte Zeitdauer. Mit zunehmender Temperatur nahm diese Zeitdauer ab. Gleiche Resultate erzielte *Peter* (1905) beim Ei vom Seeigel Sphaerechinus. Die Schnelligkeit seiner Entwickelung ist für je 10^0 fast um das $2^1/_2$ fache erhöht und nach *Lillie* und *Knowlton* (1898) entspricht bei Rana virescens einer $6^1/_2$ fachen Erhöhung der Temperatur eine 22 mal schnellere Entwickelung.

Unserer Aufgabe entspricht es nach ähnlichen Erscheinungen in der Natur uns umzusehen, wenn wir dieselben auch meist nicht so durchsichtig wie im Experiment auf eine Bedingung zurückführen können. Näheres Zusehen

lehrt dann, dass Schwankungen im Wachstum von jeweiligem Futtermangel oder Futterüberfluss, von Erniedrigung oder Erhöhung der normalen Temperatur einer Gegend abhängig sein können. Daneben begegnen wir aber bei vielen Organismen periodischen Schwankungen im Wachstum. Sie können jahreszeitlicher Art sein, äussern sich also nur bei Tieren, die ihre Lebensdauer über eine Reihe von Jahren ausdehnen und nicht im 1. Lebensjahre ihre definitive Grösse erreichen. Dafür liefern die Knochenfische unserer Breiten ein gutes Beispiel. Das Alter derselben lässt sich durch Schichten- und Ringbildung der Schuppen, der Otholithen, namentlich aber der Knochen, die gewissermassen Jahresringe darstellen, bestimmen. Diese Erscheinung ist Folge der Periodizität des Wachstums und direkt abhängig von dessen Schwankung im Laufe des Jahres. Im Frühjahr, bei vermehrter Nahrungsaufnahme, eventuell auch nach beendetem Laichen, hebt die Bildung einer Jahresschicht an. Entsprechend dem alsdann erhöhten allgemeinen Wachsen des Fisches entsteht eine breitere Zone der Jahresschicht; die schmälere im Spätsommer und Herbst, wenn die Nahrung wesentlich zu Bildung der Geschlechtsprodukte verwendet wird, oder mit Nachlass der Lebensenergie. Dem Stillstand des Wachstums im Winter entspricht dann eine meist scharfe Grenzlinie zwischen benachbarten Jahresschichten, die sich damit als deutliche Jahresringe abzählen lassen.

Auch bei anderen Tiergruppen tritt jahreszeitlich Verminderung oder Stillstand des Wachstums ein. Sichtbar geschieht dies bei Tieren mit Winterschlaf in hohen Breiten oder während des äquivalenten Sommerschlafes, wie er bei tropischen Fischen eintreten kann, deren Gewässer zur Trockenzeit austrocknen. Sie ernähren sich nicht, damit steht nicht nur ihr Wachstum still, es muss selbst, trotz herabgesetzten Stoffwechsels, vom Körper gezehrt werden. Beiderlei Folgen treten auch ein bei mancherlei Tieren während Ausübung ihrer Geschlechtsfunktion. Bekannt ist, dass Lachs und Maifisch, aus dem Meere in unsere Flüsse aufsteigend um zu laichen, während dieser Zeit nicht fressen, und zwar nicht aus Mangel an Nahrung, sondern aus Mangel an Bedürfnis nach Nahrung. Naturgemäss wachsen sie während dieser Periode nicht; sie vermagern selbst, da die hohe Muskelarbeit, die das flussaufwärts Wandern fordert, da die Ausbildung der Geschlechtsorgane von sehr geringer Anlage bis zu etwa 25 Prozent des Gesamtgewichtes, auf Kosten des Körpers geschieht. Ein Teil des Seitenmuskels verfällt dafür der fettigen Degeneration; dies durch Wanderzellen aufgenommene und in Zirkulation gebrachte Material dient dann wieder dem gewaltig wachsenden Ovarium.

Wieder eine andere Periodizität im Wachstum wird bedingt durch Lebensphasen im Tierkörper selbst.

Wir wissen, dass kein Arthropode wachsen kann ohne Häutung (Ecdysis), da die Aussenseite des Intugementes den Körper eingeschlossen hält in einen nicht dehnbaren, harten Chitinpanzer. Bei ursprünglichen Tracheaten, wie die Collembola, geschieht die Häutung noch zeitlebens und stellenweise, bei den übrigen Arthropoden aber ist es ein in verschiedenem Grade spezialisierter, häufig auf eine gewisse Lebensphase beschränkter Prozess. Bei Larven von Schmetterlingen und Käfern z. B. beginnt er mit ausgiebiger Nahrungsaufnahme und dementsprechendem regem Wachstum; Differenzierung der Organe schliesst sich bis zu einem gewissen Höhe- und Zeitpunkt daran an, der sich mit Still-

stand der Nahrungsaufnahme und damit einleitet, dass das Integument, das inzwischen, namentlich in seinen zelligen Teilen, tiefgreifende Veränderungen erfuhr, nach einer Ruhepause, unter heftigen rhytmischen Kontraktionen des Körpers den alten Chitinpanzer abwirft. Aber nicht diesen allein, sondern mit ihm dessen Adnexa, also die harte Chitinbekleidung der Tracheen, des Darmes, der Drüsen, des Geschlechtsapparates. Auch die Muskeln, die sich an diese cuticulären Hartgebilde festsetzen, werden mitergriffen von dieser weitgehenden Veränderung destruktiver Art, die viele Organe gewissermaassen in einen embryonalen Zustand zurückversetzt. In diesem entsteht aber nicht nur eine neue Haut: der regenerative Wachstumsprozess erstreckt sich auch auf die übrigen Organe, und unter erneuter Nahrungsaufnahme tritt eine neue Wachstumsperiode ein, die den eben beschriebenen Cyclus abermals durchläuft (*Tower*).

Auch bei Embryonen sind abwechselnde Phasen grösseren und geringeren Längenwachstums des ganzen Körpers, z. B. durch *Fischel* (1896) für die Ente nachgewiesen worden. Will man diese Periodizität durch correspondierendes geringeres oder grösseres Wachstum in die Breite und Höhe erklären, so hat man damit die, beiden Erscheinungen zugrunde liegende Bedingung noch nicht angegeben.

Auch bei Organen kann das Wachstum ein periodisches sein. Man erinnere sich hierbei, dass im allgemeinen der Gebrauch, mit welchem erhöhte Nahrungszufuhr verbunden ist, das Wachstum eines Organes fördert, dass also jedes tätige Gewebe durch den Reiz seiner spezifischen Funktion sich selber neu produziert (Aktivitätshypertrophie *Roux*), dass dagegen sein Nichtgebrauch dasselbe beschränkt, ja zum Schwunde bringt, indem dauernd untätiges Gewebe nicht mehr ausreichend zum Ersatze assimiliert, also unter dem Stoffwechsel schwindet (Inaktivitätsatrophie *Roux*). Diese trophische Wirkung des funktionellen Reizes aus der Tätigkeit selber und ihr Gegenteil, beim Fehlen dieses Reizes, hat *Roux* treffend funktionelle Anpassung (vergl. S. 103) genannt, wegen ihrer hohen Bedeutung für das Anpassungsvermögen des Organismus. Es handelt sich ja um die Fähigkeit, sich in einer Weise zu verändern die dienlich ist für die Existenz des Individuums und der Art, deren „Dauerfähigkeit" sie erhöht. Diese Bedeutung vermindert nicht, wenn auch einzelne Organe wenigstens während des individuellen Lebens, diesem Prinzip sich entziehen, z. B. die Zähne mit geschlossenem Wuchs, da der einzige Effekt ihres Gebrauches ihre Abnutzung ist. Solche Fälle treten zurück gegenüber der Regel, wonach Organe, am auffälligsten Drüsen und Muskeln, durch den Gebrauch wachsen.

Es kann daher nicht wundernehmen, dass Organe mit periodischer Funktion periodisch auch rege Wachstumserscheinungen zeigen durch und während der Funktion. Man erinnere sich bloss der Milchdrüse, deren Wachstum unter Einfluss des schwangeren Körpers anhebt, aber nachlässt mit Beendigung der Funktion, die ihrerseits steht und fällt mit dem Sauggeschäft. Ähnliches zeigen manche der als sekundäre Geschlechtsdrüsen bekannten Drüsen der Säuger; ferner zahlreiche Hautdrüssen derselben, die nur zur Zeit der Brunst wachsen und funktionieren. Die glatte Muskulatur des Uterus der Säugetiere wächst, wenn er schwanger ist. Nach Ausstossung von Frucht und Nachgeburt kehrt, unter Zerfall des Mehrgebildeten, der ursprüngliche Zustand der Muskelwand ungefähr

wieder zurück. Die Spinndrüse, die bei der Raupe den Faden für den Cocon, worin sie sich verpuppen will, zu spinnen hat, wächst nur während der Dauer dieser an eine Lebensphase gebundenen Funktion zu ihrem vollen Maasse aus.

Diese Beispiele mögen genügen, um die Häufigkeit und Vielseitigkeit des periodischen Wachstums klarzulegen.

Auf S. 334 wurde ein Unterschied gemacht zwischen Ausbildung und Erwachsensein eines Organes. Ausgebildet nannten wir es, wenn es funktionsfähig ist, erwachsen aber erst, wenn es sein Maximum erreicht hat. Im allgemeinen wohl mit Recht, wenn auch Ausnahmen nicht fehlen. So werden die Beuteltiere so frühzeitig geboren — Didelphys marsupialis z. B. 7 $^{5}/_{6}$ Tage nach der Furchung des Eies — dass die Ausbildung ihres Körpers noch dem frühen Embryonalstadium eines Monodelphen entspricht. Trotzdem muss das Beuteljunge atmen, müssen seine Lungen voll funktionieren. Wir dürfen sie darum aber noch nicht ausgebildet nennen; denn sie bestehen nur erst aus einer geringen Zahl eigentümlicher, geräumiger Luftkammern und erlangen erst viel später den gewöhnlichen Bau einer Säugetierlunge.

Die Mehrzahl der Organe funktionieren, ehe sie ihre volle Grösse erreicht haben. Dass es aber andere gibt, die dies erst erwachsen tun, zeigt der Geschlechtsapparat der Insekten, von denen die Mehrzahl überhaupt erst erwachsen geschlechtsreif wird.

Die Diskrepanz zwischen Ausbildung und Erwachsensein zeigt sich auch bei den Tieren selbst. Die Nordseeschollen können 30 Jahre alt werden und bis dahin, wenn auch langsam, wachsen; die Männchen sind aber bereits am Ende des 3. Lebensjahres, die Weibchen mindestens 2, vielleicht 3 Jahre später laichreif, also in jeder Hinsicht ausgebildet. Von unserem Hausrinde weiss man, dass es im 2. Lebensjahre fortpflanzungsfähig, also ausgebildet, aber erst im 8. erwachsen ist.

Nachdruck sei darauf gelegt, dass es sich hierbei um eine frühe, aber nicht um eine verfrühte Fortpflanzungsfähigkeit handelt; letztere wird eben bereits jugendlichen Individuen zuteil und verbleibt ihr Teil auch bei weiterem Wachstum; nicht aber handelt es sich um auf kindlicher Stufe stehenbleibende, aber trotzdem fortpflanzungsfähige Individuen wie bei Neotenie und Progenese (s. u.).

In ganz eigenem Lichte erscheint unsere Frage bei Tieren mit Metamorphose. Letztere wird uns später beschäftigen, hier muss nur hervorgehoben werden, dass die definitive Form, die als solche die Art im erwachsenen Zustande repräsentiert und als solche stirbt, vorher ein oder mehrere Larvenstadien durchläuft. Jedes dieser Stadien wird physiologisch erwachsen und geht denn auch erst, wenn es seine definitive Grösse erreicht hat, in das folgende Stadium über. Jedes von ihnen ist funktionsfähig in bezug auf dasjenige, was von ihm gefordert wird. Das gilt z. B. von der Raupe eines Schmetterlings. Man wird sie aber erst nach ihrer vorletzten Häutung, durch die sie ja erst ihre maximale Grösse erreichen kann, ausgebildet nennen können; denn dann erst wird die Spinndrüse, also eines ihrer Larvenorgane, ihre Ausbildung erlangen. Man wird sie alsdann auch erwachsene Raupe nennen können. Sie stirbt aber nicht, sie geht vielmehr durch ein scheinbares Ruhestadium — in Wahrheit ein Stadium hoher geweblicher Differenzierung — in den Schmetterling über, der

erst die erwachsene Form der Art darstellt, gleichgültig, ob er nach Maass und Gewicht kleiner geworden ist als die „erwachsene“ Raupe. Er allein ist auch voll ausgebildet, da er allein Geschlechtsreife erlangt, die gewissermaassen verzögert wurde durch die Vorgänge der Umwandlung.

Das Dehnbare und häufig Willkürliche der Begriffe springt noch mehr ins Auge, wenn wir uns der Neotenie erinnern. Die Erscheinung, dass unter gewissen Umständen Amphibien (Frösche, Tritonen) als Larven überwintern und trotz Festhaltens der infantilen Larvenform zu ungewohnter Grösse heranwachsen, nannte *Kollmann* partielle Neotenie; totale hiess er sie, wenn diese in ihrer ganzen übrigen Entwickelung gehemmten Larven fortpflanzungsfähig wurden.

Betrachtet man den Axolotl als eine stationäre Larve des Fischlurches Amblystoma, die als solche geschlechtsreif wird, so ist dies ein Fall von totaler Neotenie. Da in bestimmten Gegenden Mexicos diese Geschlechtsreife ohne Verwandlung erreicht wird, so könnte man diese Neotenie als eine nahezu fixierte betrachten (*Versluys*). Dies würde auch für Appendikularien gelten, falls sie persistente, fortpflanzungsfähige Tunikaten-Larven wären, wie man eine Zeitlang meinte.

Als neotenisch erscheinen auch die komplementären Männchen mancher Cirripedien und parasitischen Isopoden und die Zwergmännchen der Rotatorien. Da sie ebensoviele Beispiele sind für das, was *Giard* (1887) Progenese genannt hat, erhellt, dass dieser Begriff dem älteren Namen Neotenie zu weichen hat. Der Begriff Neotenie wird verflüchtigt, wenn man ihn ausdehnt auf alle Fälle, in denen die Geschlechtsprodukte reifen, ehe das Individuum seine volle Entwickelung erreicht, wie wir sie oben besprachen. Er muss beschränkt bleiben auf die Erscheinung abnorm langer Andauer des larvalen oder infantilen Habitus mit oder ohne Geschlechtsreife. Unzulässig ist es ferner, ihn anzuwenden, wenn ein einzelnes Organ diesen infantilen Charakter bewahrt. Wir nennen das Hemmungsbildung oder mit *Eimer* Epistase.

Solcher Stillstand im Wachstum, wie er schon auf S. 333 zur Sprache kam, kann also den ganzen Organismus treffen und als Neotenie in die Erscheinung treten. Es kann sich aber auch um Hemmung in der Entwickelung (Ontepistase) irgend eines Organes handeln, so dass es auf einem embryonalen oder jugendlichen Zustande stehen bleibt. Behält z. B. ein erwachsener Mensch sein Milchgebiss, so liegt einfache Hemmungsbildung vor, nicht die speciale Form der Neotenie.

Durch Hemmungsbildung können häufig scheinbar primitive Charaktere auftreten, die denn auch früher vielfach als Rekapitulation von, oder Rückschlag auf Zustände näherer oder entfernterer Ahnen und damit als Atavismus angesehen wurden und als Tierähnlichkeiten eine vorübergehende Rolle in der Anthropologie gespielt haben (*Kohlbrügge*). Tatsächlich sind es embryonale oder jugendliche Zustände von Organen, die auch bei entfernteren Ahnen im erwachsenen Zustand nicht mehr vorhanden sind und durch Stillstand in der Entwickelung bestehen blieben. Ihnen kommt also eigentlich ein negativer Charakter zu. So sind die gelegentlichen Halsfisteln der Säuger kein Rückschlag auf kiemenführende Ahnen, sondern eine Stasis in dem normalen Wachstumsverschluss der frühzeitig und vorübergehend auftretenden

Kiemenfurchen. Ebensowenig ist die Hasenlippe eine Rekapitulation der Lippenbildung der Haie.

Mit *Emery* (1901) nennen wir Atavismus das deutlichere Auftreten von Eigenschaften, welche eine Erbschaft mehr oder minder entfernter Ahnen sind, aber für gewöhnlich entweder nur spurweise und flüchtig sich bemerkbar machen, oder deren Erscheinen während der normalen Ontogenese sogar total unterdrückt ist. Er erscheint damit als eine progressive Abweichung vom gewöhnlich (normal) auftretenden Zustand einer Art. Es ist ein Nachlassen der Hemmung, wodurch für gewöhnlich nicht mehr zum Austrag kommende latente Ahnenerbschaften durch diskontinuierliche Vererbung wieder auftreten. Die Anlage einer postpermanenten Zahngeneration z. B., die also auf das Ersatzgebiss eines Säugers folgen würde, ist ein schlafender Keim, der von weit entfernten Ahnen mit zahlreichen Zahngenerationen ererbt wurde. Wird er unter nicht näher bekannten Bedingungen erweckt und entfaltet er sich zu einer 3. Zahnreihe, so wird man ihn als Atavismus bezeichnen dürfen, unbekümmert, ob der Atavus in weiter Ferne lag.

In gleichem Sinne war *E. Rosenberg* (1895) berechtigt, das Vorkommen von überzähligen Schneidezähnen beim Menschen als Atavismus zu betrachten. Man braucht dafür nicht, wie behauptet wurde, auf einen reptilienartigen Ahnherrn zurückzugreifen; die für diesen „Rückschlag" benötigte Zahl von 5 Schneidezähnen jederseits ist bereits bei Beuteltieren realisiert.

Für uns handelt es sich bei solchem sog. Rückschlag aber nicht um eine „regressive Kraft" eigener Art, sondern um eine Variation auf ererbter Basis, die in gleicher Weise sich entwickelt wie ihr Prototyp beim näheren oder entfernteren Ahnen; nur war sie im Laufe der phylogenetischen Entwickelung durch Hemmung rudimentär geworden, geschwunden, oder hatte Funktionswechsel erfahren. Stets handelt es sich hierbei um vom gewöhnlichen Geschehen abweichende Zustände.

Durch letzteres allein schon scheidet sich hiervon scharf ab die Erscheinung, dass in einer Tiergruppe eine Art nicht teilnimmt an der progressiven oder regressiven Differenzierung eines oder mehrerer Organe, welche die übrigen Arten erfahren. Ihnen gegenüber bleibt diese Art diesbezüglich „gehemmt" und liefert damit die Erscheinung der Genepistase (*Eimer*) oder des phylogenetischen Stillstandes, die solch eine wichtige Rolle in der vergleichenden Anatomie spielt und die Entwickelungshöhe (S. 334) der Organe und Organismen erklären hilft.

Ein Schritt weiter auf dem Wege der Epistasen führt uns zu phyletischen Involutionsprozessen, die gipfeln in Entstehung sog. rudimentärer Organe oder in deren schliesslicher Ausmerzung.

Wir haben diese Erscheinung bereits betrachtet vom Gesichtspunkt einer Abkürzung der Entwickelung (S. 333), ihr liegt aber ausserdem ein regressiver, zuweilen selbst ein entschieden degenerativer Charakter zugrunde. Deutlich wird derselbe am Wurmfortsatz des Menschen, der als ein in Rückbildung begriffener Teil des Darmkanals zu gelten hat. Er bleibt dementsprechend mit zunehmendem Alter im Wachstum zurück. Sein Längenverhältnis zum Dickdarm ist beim Erwachsenen etwa wie 1:20, vordem wie 1:10. Ferner fand *Ribbert* (1893),

dass Obliterationen [1]) durch Verwachsung der atrophierten Schleimhaut, die unter 5 Jahren nicht beobachtet wurden, mit zunehmendem Alter beständig zunehmen, und dass die von vornherein weniger entwickelten, kürzer angelegten Wurmfortsätze häufiger Verschluss aufweisen.

Ein unzweifelhaft rudimentäres Organsystem stellt das Gebiss der Bartenwale dar, welches es noch bis zur Verkalkung bringt, das Zahnfleisch aber nicht mehr durchbricht und vor der Geburt durch Resorption zugrunde geht. Gleiches Loos erfährt der 1. und 5. Finger der fünffingerig angelegten Hand der Vögel. Die Knorpelanlage der genannten Finger schwindet aber wieder, zuerst durch Vernichtung der Interzellularsubstanz, worauf dann die Knorpelzellen wieder die Gestalt indifferenter Zellen annehmen (*Mehnert* 1897). Solche Reduktionen können so früh eintreten, dass eine eventuelle Anlage sich unserer Wahrnehmung entzieht. *A. Rosenberg* bezeichnete solche Organe als agenetische. Dahin würden z. B. die Extremitäten des Höhlensalamanders Proteus gehören, deren Zehenzahl auch in der Anlage auf zwei zurückging.

Fragen wir nach einer Erklärung der rudimentären Organe, so dürfen wir die bereits auf S. 333 genannte Verlangsamung in der Entfaltung, ferner den Wachstumsstillstand, endlich die regressive Metamorphose, d. h. das Rudimentärwerden und den individuellen Schwund eines Organes mit *Mehnert* als graduelle Erscheinungsformen einer Minderung und schliesslich des Erlöschens der Zellregenerationsfähigkeit ansehen. Wir dürfen hinzufügen, dass dies geschieht auf der ererbten Abnahme der Funktion, die das betreffende Organ im Stamme (Phylum) erfuhr; es ist also die am Individuum sinnfällige Äusserung einer phyletischen Inaktivitätsatrophie (S. 339).

Der Werdegang des Ungulatenfusses ist hierfür ein beredtes Zeugnis. Bei den plantigraden Stammformen hatte Aufrichtung von Hand und Fuss statt, schliesslich auf die Nagelphalanx, bei gleichzeitiger Streckung der 1. und 2. Phalanx der Mittelfinger, wodurch die Seitenfinger vom Boden abgehoben wurden, ausser Funktion kamen und in verschiedenem Grade atrophierten, teilweise zu rudimentären Gebilden (Griffelbeine, Afterklauen u. d.). Zahlreich sind die Beispiele der erblichen Wirkung des Nichtgebrauchs.

Wenn man nun erwägt, dass ein Organ nur durch seine Funktion besteht, so erhebt sich die Frage, was rudimentäre Organe vor vollständigem Schwunde hütet. Unbefriedigend wäre die Antwort, dass wir nicht beurteilen können, ob die uns bekannten nicht auf dem Wege dazu sind. Für einzelne lässt sich bei näherem Zusehen sagen, dass ihre ursprüngliche Funktion nicht aufgegeben, nur sehr reduziert ist. Das Becken der Cetaceen ist zu einem tief im Fleisch verborgenen Knochenstabe reduziert, der bei Zahnwalen selbst kein Rudiment einer Extremität mehr zu tragen hat. Diese wird zwar noch vorübergehend und über der Hautdecke vorspringend angelegt, muss aber bereits früh bei den direkten Vorfahren, die sich an das Wasserleben anpassten, reduziert worden sein, wohl infolge der starken Ausbildung des Schwanzes, der die Fortbewegung übernahm. Noch heutigen Tages entspringen aber die Corpora cavernosa des Penis und deren Musculi ischio-cavernosi vom Beckenrudiment.

---

[1]) Diese werden neuerdings nicht so sehr involutiven als vielmehr entzündlichen Prozessen zugeschrieben.

Diese fortgesetzte, wenn auch sehr reduzierte Funktion ist wohl Bedingung seines Fortbestandes. So kann ein Organ unter Verlust seiner Hauptfunktion zu einem Hilfsorgan degenerieren und eben durch seine Nebenfunktion sich erhalten. Jedes Organ besitzt doch ausser seiner bestimmten Funktion noch zahlreiche andere Beziehungen zum Organismus, die aus seiner Lage, aus seiner Verbindung mit anderen Organen u. d. m. hervorgehen und bestehen bleiben, auch nach Aufhören seiner Hauptfunktion, und die eben ein rudimentäres Organ erhalten können (*Gegenbaur* 1898).

Die ursprüngliche Funktion eines Organes kann unter dem Einfluss der Ausbildung anderer Organe desselben Organismus oder unter dem Einfluss veränderter Lebensweise sich ändern und hierdurch der Reduktion verfallen oder aber der Umgestaltung, die sich weit entfernt vom ursprünglichen Zustand.

Diese Umgestaltung streitet nicht gegen die zuerst von *Dollo* (1893) ausgesprochene Lehre von der Nichtumkehrbarkeit (Irreversibilität) der Entwickelung, wonach rudimentär gewordene oder verloren gegangene Organe nicht wieder auftreten, nicht wieder funktionsfähig werden können. Wir können hinzufügen, dass letzteres nur geschehen kann unter und durch Umbildung des rudimentär gewordenen Organes und seiner Funktion.

Den einfachen Funktionswechsel mit Rückbildung lehrt uns das oben gebrauchte Beispiel von der Vereinfachung und schliesslichen Rudimentation der lateralen Finger des unguligraden Ungulatenfusses. Demselben ging ein digitigrader, diesem wieder ein plantigrader Fuss mit 5 Fingern, mit jedesmal anderem Gebrauch derselben voraus. Funktionswechsel kann durch Rudimentation hindurch zu endlicher Umgestaltung eines Organes führen, dem damit eine neue Funktion anvertraut und neue Lebensenergie eingeblasen wird. Aus dem voll funktionierenden 4. Kiemenbogen der Fische wird bei Amphibien ein Kiemenbogenrudiment, bei Säugern der Epiglottisknorpel. Seine bei letzteren neu erlangte Entfaltungsenergie demonstrieren der Kehlkopf der Cetaceen und der Beuteljungen der Beuteltiere, bei denen er lang auswächst.

So arbeitet die Reduktion der Organe mit an der Vervollkommnung des Organismus. Rückbildung eines Organes kann Bedingung sein für die Ausbildung eines anderen; die Mannigfaltigkeit der Organisation wird hierdurch erhöht und damit die Anpassungsfähigkeit der Organismen.

Wiederholt liefen unsere früheren Betrachtungen auf die Frage nach der Dauer des absoluten Wachstums der Tiere hinaus. Hiervon lässt sich gegenüber dem Wachstum der Pflanzen, das über lange Zeiträume sich ausdehnen kann, zunächst sagen, dass es ein beschränktes ist, allerdings in sehr verschiedenem Maasse.

Naturgemäss gilt das auch für die Organe, am auffälligsten für solche, die nur während einer bestimmten Periode funktionieren, um alsdann abgeworfen und durch neue ersetzt zu werden.

Dieser Erscheinung verdanken die Milchzähne der Säuger den Namen Wechselzähne, da sie, die erste funktionierende Zahngeneration bildend, durch das Ersatz- oder bleibende Gebiss ersetzt werden. Letzteres fällt erst allmählich den allgemeinen Alterserscheinungen zum Opfer, ersteres hat aber eine für jede Art bestimmte Wachstums- und Lebensdauer, die für die verschiedenen Kon-

stituenten des Gebisses verschieden ist. So bricht z. B. beim Pferd der 1. Milchschneidezahn ungefähr bei der Geburt durch, der zweite 4—6 Wochen, der dritte 6—9 Monate später; beim Rinde geschieht dies für alle drei bei der Geburt. Beim Pferd erhält sich der erste 2 ½—3, der zweite 3 ½—4, der dritte 4 ½—5 Jahre, bei spätreifen Rindern bezw. ein Jahr 9 Monate, 2 Jahre 9 Monate, 3 Jahre 3 Monate. Beim Menschen zeigen die Schneidezähne die ersten Zahnscherben in der 20. embryonalen Woche, sie brechen beim 10 Monate alten Kinde durch, wachsen etwa bis zum dritten Jahre und erhalten sich bis zum 7.—9.

Bekannt ist, dass die oberen Lagen der Epidermis bei Fischen, Vögeln und Säugern fortwährend abgestossen und durch Nachschub aus den tiefen Lagen der Matrix, wo fortgesetzte Teilung statt hat, ersetzt werden. Wachstum und Lebensdauer der einzelnen Epidermiszellen ist somit eine beschränkte. Auffälliger wird dies bei der H ä u t u n g, wie sie namentlich von Reptilien bekannt ist. Unter Regeneration von dem tiefen Stratum mucosum (Ersatzschicht) aus, werden die abgestorbenen Zellen der oberflächlichen Lagen der Oberhaut, die „Epitrichialschicht" bildend, als zusammenhängende Haut, die an bestimmter Stelle reisst, und bei Schlangen „Natterhemd" geheissen wird, abgeworfen. Nach *Knauer* findet dieser Häutungsprozess bei unseren heimischen Eidechsen und Schlangen vom Frühjahr bis Herbst etwa monatlich statt und vollzieht sich innerhalb einiger Tage. Desgleichen werfen unsere heimischen Kröten, Frösche und Salamander unter normalen Bedingungen allmonatlich die Cuticula und die einfache Lage des Stratum corneum als Häutungsschicht der Epidermis in Zusammenhang ab. Sie wird dabei vom Tiere verschlungen (*Spengel* 1892).

Eine analoge Erscheinung zeigt das Federkleid der Vögel, das Haarkleid der Säuger. In der M a u s e r u n g vollzieht sich der Federwechsel, der nach dem ersterworbenen Gefieder des jungen Vogels in der Regel nur einmal jährlich eintritt, in unserer Breite meist im Spätsommer oder Herbst. Kommt ein Frühjahrswechsel hinzu, der ein Hochzeitskleid liefert, so spricht man von doppelter oder halbjährlicher Mauser, die dann meist unvollständig ist. Ausnahmsweise (Lagopus) ist die Frühjahrsmauserung die vollständige, ihr folgt im Spätsommer der Wechsel einzelner Federn, worauf dann gegen den Winter ein abermaliger Federwechsel das Winterkleid liefert. Die Mauserung der Schwung- und Steuerfedern geschieht in solchem Tempo und so symmetrisch, dass das Flugvermögen nicht leidet; nur die Enten verlieren die Schwungfedern so schnell, dass sie einige Zeit flugunfähig sind.

Es gibt Gruppen von Haaren, die nicht regelmässig gewechselt werden, lange Zeit ausdauern und dementsprechend lang werden. So das Kopfhaar des Menschen, das bis zu sechs Jahren, meist aber nur zwei und weniger ausdauert, dabei anfänglich alle 10 Tage nur 2—5 mm in Länge zunimmt, allmählich aber weit weniger, und damit ausnahmsweise eine Länge bis zu 1 m erreichen kann, gewöhnlich aber nur das Normalmaass von 58—74 cm (*Pohl*).

Ähnlich mag es gestellt sein mit den langen Mähnen- und Schweifhaaren des Pferdes und anderer Säuger, obwohl über ihre Wachstumsdauer nichts Genaues bekannt ist. Wohl weiss man, dass bei Zuchtrassen des Schafes der periodische H a a r w e c h s e l ganz unterdrückt sein kann und dass ihre Haare, ebenso wie z. B. die Wimperhaare, ferner die Schnurr- oder Tasthaare, die

Haare also, zwischen deren äusserer und mittlerer Balglage ein Blutsinus sich findet, kontinuierlich abgeworfen und ersetzt werden. Demgegenüber hat sonst, jedenfalls bei Säugern unter wechselndem Klima, periodischer Ausfall der Haare statt, die dementsprechend eine beschränkte Wachstumsdauer haben.

Gewöhnlich gegen das Frühjahr löst sich das Winterhaar, das im Herbste durch Neubildung, häufig unter beschränktem Haarwechsel (Herbsthärung) entstand, von der Papille, verbleibt dann aber als sog. Kolbenhaar oft noch monatelang im Haarbalg, während inzwischen auf der regenerierten Papille ein neues Haar (Papillenhaar) entsteht und schliesslich, das alte Haar verdrängend, an dessen Stelle tritt. Die Frühjahrshärung, die den Sommerpelz liefert, geschieht bei Wildschafen, Bisonten u. a., indem die Stichelhaare, durch Wollhaare verfilzt, in grossen Lappen abgeworfen werden. So entsteht periodisch ein neues Haarkleid, gegebenenfalls selbst eins von anderer Dichtheit und Färbung, dessen Haare höchstens 1 Jahr alt sind.

Andere Organe, die nach zeitweilig schnellem Wuchs abgeworfen und durch neue ersetzt werden, sind die Geweihe der Hirsche. Ähnlich verhält es sich mit dem Rückenkamm und den Schwimmhäuten der männlichen Tritonen, die unter dem Einfluss der Brunst wuchsen, nach deren Nachlass aber durch Resorption teilweise oder ganz schwinden. Sie fallen unter den Begriff der sekundären Geschlechtsmerkmale, die uns später beschäftigen werden. Desgleichen die Larvenorgane, die gegenüber dem ganzen Organismus eine sehr beschränkte Wachstumsdauer haben.

Hierher gehört auch die Häutung der Arthropoden, die auf S. 338 bereits zur Sprache kam. Welche zeitlichen Unterschiede dieser Prozess darbietet, zeigt z. B. die nordamerikanische Cicada septemdecim, die als Larve 17 Jahre benötigt und trotzdem nur wenige Häutungen durchmacht, verglichen mit den Ephemeriden. Bei der Mehrzahl dieser Eintagsfliegen folgen nämlich die Häutungen einander sehr schnell; bald ist die Larve reif geworden, steigt zur Oberfläche des Wassers empor und häutet sich fast plötzlich zum geflügelten Insekt. Es wird jetzt Subimago genannt, da es sich abermals häuten muss zur eigentlichen geschlechtsreifen Imago. Bei Arten, welche diese Häutung in wenigen Minuten vollziehen, lebt auch die Imago nur wenige Stunden; länger bei Arten, deren Subimago einen halben Tag oder mehr zur Häutung gebraucht. Auch bei anderen Evertebraten-Gruppen werden eine oder mehrere Larvenhäute, ein Wimperkleid oder dergleichen, häufig nach kurzer Wachstumsdauer, abgeworfen.

Welche Verschiedenheit diese Dauer selbst bei homologen Organen aufweist, lehren z. B. die Schneidezähne. Als Regel sind dies Wurzelzähne mit mehr oder weniger schnell beendigtem Wuchs. Bei Nagetieren sind es aber sog. wurzellose Zähne, die beständig wachsen, entsprechend der beständigen Abnutzung durch das Nagen. Diese Abnutzung beträgt beim Kaninchen 0,5 mm pro Tag und bei gemischtem Futter; ebenso schnell wächst also auch der Zahn (*Mac Gillavry*). Hat solche Abnutzung nicht statt, so nimmt der Zahn die Gestalt einer geschlossenen Spirale an und durchbohrt Weich- und Skeletteile. Solchergestalt durchbohrt normalerweise der obere Eckzahn beim Hirscheber (Babirussa), der ausser Kontakt mit dem untern ist, und daher nicht abgenutzt wird, nach oben wachsend die Oberlippe.

Die Wachstumsdauer des ganzen Organismus ist bis zu einem gewissen Grade gebunden an die Lebensdauer, insofern wir annehmen dürfen, dass es tierische Organismen gibt, die wachsen, so lange sie leben. Und da der Grösse einer jeden Art eine Schranke gesetzt ist, so fällt in diesen Fällen die Grenze der Grösse bezw. des Wachstums mit der Lebensdauer zusammen. Es fehlt uns diesbezüglich an zuverlässigen Daten, wegen der Schwierigkeit der Feststellung, die um so erheblicher ist, als fortgesetztes Wachstum schliesslich äusserst langsam statt hat (S. 333). Es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass verschiedene Crustaceen, manche Fische und Schildkröten zeitlebens wachsen. Mit grösserer Bestimmtheit lässt sich behaupten, dass bei der Mehrzahl der Tiere die Wachstumsdauer kürzer ist als die Lebensdauer. Es gibt Fälle, die selbstredend nicht anders sein können, so die Insekten mit deutlicher Metamorphose, da sie nur als Larven wachsen. Wir wissen es auch von unserem eigenen Körper und dem unserer Haustiere und schliessen von da aus, wohl mit einigem Recht, auf einen weiten Kreis von Wildlebenden.

Aus welchem Grunde steht nun das Wachstum still?

Es gibt Fälle, in welchen normale äussere Faktoren als Vorbedingung herangezogen werden können. So wenn ein Tier gebunden ist an eine bestimmte Nahrung, die nur zu bestimmter Jahreszeit vorhanden ist. Mit ihrem Fortfall muss das Wachstum aufhören. Wenn keine Vorräte eingesammelt werden, wenn kein Winter- oder Sommerschlaf, keine Einkapselung oder dergleichen eintritt, so wird gemeinhin schliesslich der Tod folgen. Hierbei spielt übrigens eine Rolle, was wir „Konstitution“ nennen. Dies lehren z. B. manche Wespen, von denen die Männchen im Herbst sterben, während die Weibchen überwintern.

Wir haben damit bereits auf einen uns unbekannten Faktor zurückgegriffen. Nicht besser ist es gestellt, wenn wir mit *Minot* (1891) den Nachlass des Wachstums bis zum Stillstand erklären wollen aus dem Nachlass eines gewissen Impulses, welcher zur Zeit der Befruchtung dem Ei mitgegeben wurde. Auch ein moderner Entwickelungsmechaniker kann uns nicht helfen; denn *Davenport*'s (1899) Satz: „In normal growth the increase is at first slow, than rapidly increases to a maximum, and, finally, in most animals diminishes to zero. This final cessation is a special quality of certain organisms to be explained like structural qualities, on special grounds“, besagt doch einstweilen nur, dass die Sistierung des Wachstums eine Eigenschaft des Organismus ist.

Wir müssen uns daher an die Erscheinungen halten und dann sehen wir, dass die Minderung und schliesslich der Stillstand des Wachstums eines Tieres gepaart geht mit regressiven und degenerativen Prozessen, die als Alterserscheinungen, Seneszenz, bekannt sind, destruktiv auf den Körper einwirken und, indem sie ihn schliesslich zum Tode führen, dessen Lebensdauer beherrschen.

Diese Altersinvolutionen gehören zum normalen Lebenscyclus der Individuen. Sie sind uns vom eigenen Körper wohlbekannt, sie sind ferner allen Metazoen und ebensogut den Protozoen eigen, treten aber zum Teil unter Erscheinungen auf, die nur dem Kundigen sichtbar, aber bei weitem noch nicht endgültig untersucht sind.

Von den Protozoen kennt sie erst die moderne Forschung. Es genüge hervorzuheben, dass auch bei ihnen, z. B. bei fortgesetzter Teilung, die nicht durch „verjüngende“ Copulation unterbrochen wird, degenerative Prozesse auftreten, die sich nicht anders als Senilitätsinvolutionen auffassen lassen. Sie treten auch in Erscheinung beim Prozess der Encystierung. Hierbei hat Rückbildung der Cilien, Flagellen, Pseudopodien, Membranellen, Vacuolen, des Mundes und anderer Organellen statt, kurz das sich einkapselnde Wesen wird „entdifferenziert“. Es kann die Einleitung sein zu Teilung oder zu neuem, verjüngtem Leben. Und wenn man demgemäss hierbei, und mit Recht, von einer „Verjüngung“ spricht, so hat man damit was vorabging eben als „Altern“ charakterisiert.

Bei Metazoen handelt es sich um Veränderungen, die sich, z. B. beim Menschen, zum Teil so sichtbar äussern, dass sie lange bekannt sind. Ich erinnere nur an das Ergrauen der Haare; Nachlass der Elastizität des Bindegewebes, was in der Haut — zuerst in dem der Mimik unterlegenen Teil des Gesichtes — Anlass gibt zu Faltenbildung, ferner in den Lungen, Gefässwänden usw. Schwund der Muskulatur, Presbyopie, Brüchigkeit und Schwund der Knochensubstanz durch Entziehung des Kalkes, gehören auch hierher.

Gleichartige Erscheinungen kennen wir auch von den Haustieren. Und dass sie auch für wildlebende gelten, dafür kennen wir Beispiele genug, trotzdem systematisch darauf abzielende Untersuchungen fehlen.

Manche der oben für den Menschen genannten Alterserscheinungen fallen in das 45.—50. Jahr, so die Involution der Ovarien, die Presbyopie, das Auftreten der sog. Krähenfüsse am Augenwinkel. Trotzdem setzt der Gebrauch das Greisenalter auf einen späteren Zeitpunkt; es lässt sich aber für dasselbe ebensowenig wie für das Kindesalter eine scharfe Grenze ziehen.

Der Involutionsprozess ist denn auch für die verschiedenen Organe zeitlich recht verschieden. Sie begleiten das sich entwickelnde Säugetier von Anfang an: der Schwund des Urmundes, Änderung der Dottergefässe, Vereinfachung des Mittelhirns, regressive Veränderung in der Occipitalregion, Rückbildung der Rippen, der Allantois, Verlust von Eihäuten bei der Geburt sind involutive, normale Begleiterscheinungen des sich entfaltenden Lebens. Sie setzen sich auch nach der Geburt fort und führen uns abermals zu dem auf S. 334 ausgesprochenen Schluss; sie lassen uns den Ausspruch *Mehnert*'s (1898), dass das Leben eines jeden einzelnen Individuums in allen seinen Phasen, schon von Beginn der ersten Lebensäusserung an, eine ständige Nekrobiose ist, kaum übertrieben erscheinen.

Einen Teil dieser Involutionsprozesse heben wir als Alterserscheinungen heraus, da sie den erwachsenen, in vollster Funktion befindlichen Organismus treffen. *Metschnikoff* (1907) lässt dies durch Phagocyten geschehen, also durch die das Gewebe vernichtende Tätigkeit von Leukocyten, die sich durch grossen oder gelappten Kern, durch hohe Beweglichkeit und die Eigenschaft, die Zusammensetzung der Stoffe, mit denen sie in Berührung kommen, zu unterscheiden (Chemotaxis), auszeichnen. Macrophagen nennt *Metschnikoff* speziell die Phagocyten, die das durch Senilität geschwächte Gewebe, dessen Regenerationsfähigkeit geschwächt und schliesslich aufgehoben ist, auffressen oder anderswie vernichten.

Inwieweit diese Theorie das richtige trifft, oder andere Theorien, welche sonstige destruktive Prozesse in Wirkung treten lassen, oder aber die Unvollkommenheit des Stoffwechsels, wodurch Ablagerung von Zerfallsprodukten eintrete, liegt ausserhalb unserer Aufgabe. Jedenfalls führen die Altersinvolutionen zum Tode und bestimmen damit die Lebensdauer. Dies sind zwei untrennbare Erscheinungen, die uns zunächst die Frage nach der Lebensdauer und darnach die, was der Tod sei, in den Mund legen.

Hinsichtlich der Lebensdauer können wir uns nur mit der natürlichen Lebensdauer, d. h. mit der Zeit, nach der das Leben infolge von Altersschwäche erlischt, beschäftigen. Sie ist eine andere als die durchschnittliche Lebensdauer der Individuen einer Art. Letztere ist uns unbekannt, nur wissen wir, dass im grossen und ganzen, ohne Eingreifen des Menschen und ohne aussergewöhnliche Geschehnisse, die Zahl der in einer Gegend einheimischen Tiere ungefähr dieselbe bleibt. Die Geburt liefert aber beständig einen Überschuss, der demgemäss vernichtet wird, da sonst eine Vermehrung festzustellen wäre. Der Storch z. B. nimmt in Deutschland in Anzahl nicht zu, trotzdem er geschont wird und jährlich etwa 4 Junge grosszieht. Da von den 2 Alten und 4 Jungen eines Nestes im nächsten Frühjahr nur 2 brüten, sind also 4 umgekommen. Nimmt man mit *Dönhoff* der Deutlichkeit halber an, dass sie in gleichen Zwischenräumen starben, der erste also 3, der letzte 12 Monate nach der Brutzeit, so erreichten die Gestorbenen zusammen 30, die Überlebenden wenigstens 24 Monate, zusammen also 54 Monate. Auf die Gestorbenen verteilt, gibt das ein Durchschnittsalter von 13 ½ Monate. Selbst wenn die natürliche Lebensdauer des Storches nur 10 Jahre währte — sie ist aber weit länger — verhielte sie sich zur durchschnittlichen wie 9 : 1.

Besser schon als diese Vermutungen steht es mit dem Wenigen, was wir über die natürliche Lebensdauer der Tiere wissen, und das namentlich *Weismann* (1882, 1884), *Korschelt* (1906) und *Metschnikoff* (1907) aus weit zerstreuten Angaben zusammengetragen haben. Trotz ihrer Unvollständigkeit erhellt wenigstens aus den Daten, dass keine der Regeln, die man wiederholt gemeint hat für die Lebensdauer aufstellen zu können, stichhaltig ist. Nach dem einen sollte sie abhängig sein von der Dauer der Schwangerschaft, nach dem anderen von der Wachstumsdauer. In diesen Regeln kann einige Wahrheit liegen, um so eher, je kleiner eine darauf untersuchte Tiergruppe ist.

Man vergleiche die maximalen Alterszahlen der nachfolgenden Säugetiere (ihr gewöhnliches Alter ist in Klammern beigefügt): 150 Elefant, 40—50 (15—30) Pferd, 25—30 (16—18) Rind, 12—14 (8—12) Schaf, 22—34 (12—18) Hund, 15—23 (10—12) Katze, 10 Hase, 7 Meerschweinchen, 6 Eichhörnchen, 5—6 Maus. Sie machen den Eindruck, dass längere Lebensdauer geknüpft ist an bedeutendere Leibesgrösse, wofür ja an und für sich auch dieses zu sagen ist, dass der Aufbau eines grösseren Körpers mehr Zeit erfordert, daher er auch später zur Reife gelangt als ein kleinerer Körper, wie etwa der einer Maus.

In der späten Reife hat man denn auch den Grund für die lange Lebensdauer des Menschen gesucht, dessen Körpergewicht ja um vieles zurücksteht, z. B. gegenüber dem eines Rindes, das bereits im 2. Lebensjahr fortpflanzungsfähig

ist, im 10. schon deutliche Alterserscheinungen aufweist und wohl mit 16—18 Jahren seinen natürlichen Tod erreichen würde. Wenn wir oben für das Rind 25—30 Jahre als beobachtete maximale Lebensdauer setzten und auch für andere Säuger Zahlen angeben konnten, die um ein ungewöhnliches Maass die gewöhnliche Lebensdauer überschreiten, so beweist dies eben nur, dass ebensogut wie beim 100jährigen Menschen ein individuelles Moment, das man die persönliche Konstitution nennen könnte, ein bestimmender Faktor für die Langlebigkeit ist. Das gilt offenbar auch für ganze Tiergruppen. Denn wenn wir oben die Lebensdauer der Säuger von der Körpergrösse abhängig fanden, so gilt das nicht mehr, wenn wir andere Tiergruppen zum Vergleich heranziehen, z. B. die Seeanemone Actinia mesembryanthemum, die 66 Jahre in Gefangenschaft lebte und selbst im 58. Lebensjahr noch Junge gebar. Ähnlich eine Sagartia troglodytes, die, 50 Jahre alt, von anderen nur durch geringere Fruchtbarkeit sich unterschied. Weiter wird z. B. ein Hecht von 267 Jahren erwähnt und nach *Buffon* lebt der Karpfen bis zu 150 Jahren. Auch für andere Fische gelten hohe Zahlen. Um so auffallender ist es daher, dass unter ihnen das einzige bekannte einjährige Wirbeltier vorkommt: der Gobiide Latrunculus pellucidus, der nach *Collett* im August aus dem Ei schlüpft, im Juni oder Juli nächsten Jahres sich fortpflanzt und dann stirbt. Im allgemeinen scheinen Amphibien und Reptilien ein hohes Alter zu erreichen. Man findet Angaben von wenigstens 100jährigen, wo nicht 200jährigen Schildkröten, von 40jährigen Kröten, von Ophisaurus apus, der 40—60 Jahre in Gefangenschaft lebte. Man ist geneigt ihr hohes Alter abhängig zu achten von ihrem trägen Stoffwechsel, ihrer ruhigen, wenig aufreibenden Lebensart. Schwerlich kann man aber diesen Faktor zu einer allgemein gültigen Bedingung für die Langlebigkeit erheben, wenn man z. B. an die beweglichen Vögel denkt mit ihrer hohen Körpertemperatur und ihrem regen Stoffwechsel. In einer Liste von nahezu 50 Vögelarten, die *Gurney* (1899) zusammenstellte, liegt die kürzeste Lebensdauer zwischen 8 und 9 Jahren (z. B. Chelidon urbica). Sie ist eine Ausnahme, da selbst kleine Vögel wie der Kanarienvogel 20, die Lerche 24 Jahre erreichen. Für Papagaien (Chrysotis amazonica) sind Lebzeiten bis 102 Jahre verzeichnet und ein weissköpfiger Geier lebte in Wien 118 Jahre.

Unter Wirbellosen sind die Unterschiede nicht geringer und Regeln für ihre Lebensdauer lassen sich noch weniger stellen. Bei Muscheln lässt sich nach den Zuwachsstreifen der Schale das Alter schätzen. Tridacna und die Flussperlmuschel sollen bis 100 Jahre erreichen (man achte auf ihren enormen Unterschied im Körpermaass!), Najaden 12—14, andere wohl nur 2—4 Jahre oder noch kurzlebiger, wie vermutlich die Mehrzahl der Wirbellosen. Bei diesen ist man übrigens ebenfalls auf die Data angewiesen, wie Gefangenschaft sie ergab; so die oben erwähnte Langlebigkeit der Aktinien. Unerwarteterweise wurde sie von *Korschelt* auch bei Regenwürmern mit 6—10 Lebensjahren angetroffen[1]). Auch hier wieder ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass das Leben verlängert wurde, gerade durch die Nachteile der Gefangenschaft, wie herabgesetzte Beweglichkeit, ungenügende Ernährung. Dies klingt

[1]) Weitere Alterszahlen finden sich in den zum Teil schon genannten Schriften von *Dönhoff, Gurney, Heath, Korschelt, Künkel, Metschnikoff, Oustalet, Rutter, Schultz, Weismann,* in denen auf weitere Quellen verwiesen wird.

paradox, später aber werden wir in dem Kapitel über den Einfluss der Nahrung abermals sehen, dass viele Wirbeltiere, namentlich aber die Wirbellosen mit Erfolg einen lange anhaltenden Hungerzustand aushalten, bei dem ihr auf ein Minimum herabgesetztes Leben länger hingezogen wird als es unter voller Funktion der Fall gewesen wäre. So überdauerten Milben in sog. Trockenstarre 10, Rädertiere 15, Weizenälchen 27 Jahre und Trichinen in Muskeln 28 Jahre und erwiesen sich lebenskräftig (*Korschelt*). Auch unter Insekten können Larven und Puppen im Ruhezustand lange ausdauern und von verschiedenen Landschnecken ist bekannt, dass sie in ausgetrocknetem Zustand bis 15 Jahre lang in Sammlungen aufbewahrt wurden und bei zufälliger Zufügung von Wasser zu neuem Leben erwachten. *E. Schultz* (1905) sieht in solchem Hungerzustand, wie er periodisch bei Tieren mit Winter- oder Trockenschlaf und bei solchen, die nur gelegentlich Nahrung erhalten, blutsaugenden Wanzen z. B., geradezu eine Quelle der Langlebigkeit. In dieser Periode werde Gewebe verbraucht, damit werde beim Wiedererwachen und bei erneuter Nahrungsaufnahme die Regenerationsfähigkeit angefacht und der Körper verjüngt, womit das Altern verschoben werde. Ihm scheinen periodisch hungernde Tiere eine längere Lebensdauer als nicht hungernde Verwandte zu haben. Allen Amphibien und Reptilien vindiziert er einen Winter- oder Trockenschlaf. Die langlebigen Schildkröten fallen aber in vielen Tropengebieten nicht in einen solchen, am allerwenigsten die insularen Riesenschildkröten, die ja Paradigmata der Langlebigkeit sind; ebensowenig die langlebigen Krokodile. Da unser Autor umgekehrt die Langlebigkeit der Vögel erklärt durch deren aufreibendes Leben, das in allen Geweben beständige Verjüngung und Regeneration hervorrufe, so besagt seine Theorie wohl nur, dass Regenerationsfähigkeit und Altern einander ausschliessen, was wohl niemand bezweifelt.

Wenn man den pazifischen Salm (Oncorhynchus) nach 2—4jährigem Leben im Meere auf den Laichplätzen in den Flüssen, durch die weite Reise beschädigt, nach dem Laichen unter Alterserscheinungen sterben sieht (*Rutter*), desgleichen den einjährigen Latrunculus pellucidus, von dem soeben die Rede war; wenn man sich ferner der Mehrzahl der Insekten erinnert, oder verschiedener unserer heimischen Landschnecken und anderer Wirbellosen, die man ebenfalls nach der Fortpflanzung sterben sieht, so erhält man leicht den Eindruck, dass dies ein bedingender Faktor der Lebensdauer sei. In Wahrheit bildet die Fortpflanzung aber nur den Endpunkt vieler Leben; für dessen Dauer liegen tiefere Gründe vor. Es gibt ja auch unter den Insekten zahlreiche, welche die Fortpflanzung überdauern und sie gar wiederholt ausüben. Man weiss das z. B. von Heuschrecken und manchen Käfern, und gerade die besonders fruchtbaren Weibchen legen wiederholt Eier. So die Bienenkönigin, die bis 7, die Ameisenkönigin, die bis 15 Jahre alt werden kann, während die Männchen und geschlechtslosen Individuen kaum eben so viele Monate erreichen. Von einer Erschöpfung durch die Ablage der enormen Zahl von Eiern ist hier also auch keine Rede.

Andererseits braucht auch nicht die Lebensdauer des Männchens kürzer bemessen zu sein; denn bei der Termite Termopsis angusticollis lebt die Königin und ihr Gemahl wenigstens 5 Jahre in Ehe (*Heath* 1907). Nicht minder verschieden sind unsere Nacktschnecken. Nach *Künkel* (1908) ist Amalia

marginata schon mit 8—10 Monaten fortpflanzungsfähig und erreicht dennoch ein Alter von $2^1/_3$ bis 3 Jahren, während alle andern Nacktschnecken, die ebenfalls mit 8 Monaten fortpflanzungsfähig werden, nur einjährig sind. Die Eiablage geschieht bei ihnen wiederholt, während inzwischen das Wachstum weitergeht. So wog ein Arion subfuscus vor der ersten Eiablage 1,38 g, nach der sechsten 2,08 g und nach der zwölften 3,16 g, die Gesamtmasse der Eier, die innerhalb 3 Monate abgesetzt waren 3,85 g.

Weitere Beispiele würden immer wieder das für uns regellose, häufig scheinbar Unmotivierte der Lebensdauer, selbst nahe verwandter Tiere, darlegen. Weder die Lebensverhältnisse, noch die Dauer des Wachstums, noch die Körpergrösse, noch die Fortpflanzungsverhältnisse erscheinen uns als allgemein gültige Faktoren, obwohl sie im einzelnen Falle mitbedingend sein können. Namentlich gilt dies für die Fortpflanzung, wenn wir uns auf den Standpunkt stellen, dass das Individuum in seinem Fortbestehen belanglos ist gegenüber der Fortdauer der Art, dass es wertlos wird, wenn es seiner Beteiligung an dieser Aufgabe genügt hat und dass diese Aufgabe bei einer Art längere Zeit zur Lösung bedarf als bei einer anderen. Eine Erklärung ist dies kaum, selbst unter Zuziehung des Selektionsprinzipes; jedenfalls keine bessere, als dass wir die Lebensdauer von der Konstitution des Tieres, von seiner strukturellen Regenerationsfähigkeit abhängig achten.

Ansprechend genug ist der Gesichtspunkt *Mehnert's* (1898), den die Descendenztheorie uns vorschreibe, dass ebenso wie die höhere Entwickelungsstufe, z. B. der Vertebraten, von niederen Zuständen sich ableite, so auch der längere Ablauf der Lebenszeit etwas Gewordenes sei, das heisst sich aus einer phyletischen Verlängerung herleite. Solcher Progression widersetzen sich aber die oben angeführten Alterszahlen der Aktinien, der Ameisenkönigin, mancher Mollusken, die selbst die Alterszahlen der Mehrzahl der Säuger bedeutend überragen. Auch auf diesem Wege erhalten wir also zurzeit keine genügende Antwort.

Eine bessere Antwort erhalten wir auch nicht auf die Frage: Was ist Tod? Ursprünglich ein populärer Begriff, hergeleitet aus der täglichen Erfahrung des Menschen, bezeichnet er den definitiven Stillstand des Lebens mit Hinterlassung einer Leiche, gleichgültig wie dieser Vorgang zustande kam [1]).

Der Sprachgebrauch spricht ferner von einem natürlichen Tode, womit also auch ein künstlicher Tod angenommen wird. Darunter versteht man den zufälligen, accidentellen Tod, dem wohl die Mehrzahl der Tiere anheimfällt, insofern ihr Lebensfaden gewaltsam abgeschnitten wird, sei es durch einen nahrungsbedürftigen stärkeren Feind, sei es durch eine andere Katastrophe. Eine scharfe Grenze gegenüber dem sog. natürlichen Tod gibt es nicht. Legte z. B. eine Schlupfwespe ihre Eier in eine Seidenraupe und wird diese von den daraus geborenen Larven von innen aufgefressen, so lässt man sie eines künstlichen Todes sterben im Gegensatz zu einer anderen, die etwa durch den Häutungsprozess ihren Tod fand, und nach *Tower* (1906) sterben etwa 15% der sich häutenden Raupen. Man wird hier von einem natürlichen Tode sprechen, da das Tier aus „konstitutionellen“ Gründen einem normalen Vorgang erlag;

[1]) Ausser den im Text erwähnten Schriften sei auf folgende verwiesen: *Möbius* 1884, *Horst* 1888, *Wiedersheim* 1903 und *Minot* 1895, dessen neueste Schrift (1908) nicht mehr benutzt werden konnte.

trotzdem Altersinvolutionen fehlten, ebensogut wie bei der Drohne, die im Momente ihrer Copulation mit der Bienenkönigin blitzschnell stirbt und damit einer normalen Lebensäusserung zum Opfer fällt. Als natürlichen Tod wird der Sprachgebrauch auch bezeichnen, wenn die Bakterie der „Schlaffsucht“ oder der „Flacherie“ zahlreiche Seidenraupen dahinrafft, obwohl es sich um keinen zahmeren Feind handelt als bei unserer obigen Schlupfwespe.

Der sog. zufällige Tod interessiert uns hier aber nicht weiter, wohl aber der natürliche, den man auch den normalen nennt, da er aus inneren Ursachen, ein normaler Vorgang, im Lebenscyclus des Individuums ist, der Protozoen sowohl wie der Metazoen.

Nicht alle huldigen dieser Auffassung. Für *Weismann* (1885) ist der Tod eine erst verhältnismässig spät in der Entwickelung der Organismenwelt aufgetretene Erscheinung der Vielzelligen, bei denen sich der Gegensatz von Körper- und Keimzellen, den *Nussbaum* (1880) uns zuerst kennen lehrte, herausgebildet hatte. Demgegenüber fehlt nach *Weismann* bei Einzelligen der natürliche Tod; besässen sie ihn, so müsste die Art, da sie sich durch Teilung, und zwar ursprünglich und auch heute noch in den bei weitem häufigsten Fällen durch Zweiteilung fortpflanzen, aussterben. Nach *Weismann* sterben daher die Einzelligen keines natürlichen Todes, sie sind in dem Sinne unsterblich, wie sie nach ihm denn auch nicht altern.

Diese Überlegung, der bereits *Nussbaum* (1893) entgegentrat, könnte nur gelten, wenn wir einem Metazoen-Individuum das einzelne Protozoen-Individuum gleichsetzen, auch als physiologische Einheit. Für viele ist das unrichtig, sie sehen im Protozoen-Individuum nur eine Erscheinungsform in einer Kette von Einheiten, verschieden nach Form und Lebenstätigkeit, die einem Cyclus angehören, der allein gleichzusetzen ist dem was man bei Metazoen ein Individuum nennt. Die moderne Protozoenforschung geht also noch weiter als die alte Vorstellung, wonach Protozoen und Metazoen übereinstimmen in der Bildung aufeinanderfolgender Generationen von Zellen, die aber nur bei Metazoen einen bleibenden Verband bilden. Diesem Verbande wären dann zu vergleichen die zahlreichen Zellgenerationen der Protozoen, die nach der Conjugation aus einer Zygote oder elterlichen Zelle hervorgehen. Man dehnt heute diesen Vergleich auch auf die Lebensverrichtungen und die Phasen der körperlichen Wandlung aus; man erkennt in dem „Cyclus“ einer Protozoenart eine Jugendzeit, die, wie bei Metazoen, durch lebhafte Zellteilung ausgezeichnet ist. Wieder wie bei Metazoen nimmt auch in diesem „Cyclus“ allmählich diese Zellproliferation ab: das Stadium des Erwachsenseins ist somit wie dort ohne scharfe Grenze erreicht. Damit treten Veränderungen im Körper auf, die zu Conjugation oder Befruchtung, Erscheinungen analog der Fortpflanzung der Metazoen, führen. Aber nur ein Bruchteil der Individuen bringt es hierzu. Er entgeht damit für diesmal dem Los, das die übrigen trifft: diese erfahren regressive Veränderungen, die sich deutlich als Alterserscheinungen äussern und den natürlichen Tod einleiten, dem sie ebengut wie das altersschwache Metazoon anheimfallen.

Weitere Forschung hat darzutun auf wie lange die Lebensdauer einer solchen Kette von Einheiten eingestellt ist. Dass in ihr Altersinvolutionen auftreten, wissen wir jetzt aus zahlreichen Beispielen (*Calkin*). Der Tod erscheint uns somit als eine natürliche Begleiterscheinung des Lebens, und für ihn

gelten Goethes Worte: „Leben ist die schönste Erfindung der Natur und der Tod ist ihr Kunstgriff, viel Leben zu haben.“

Neben dem individuellen Tod haben wir noch den artlichen oder phyletischen Tod zu betrachten, wie ihn die Paläontologie uns kennen lehrt in der bekannten Erscheinung, dass im Laufe der Zeiten Arten, Gattungen, Familien, ja noch höhere Gruppen, wie die Trilobiten, Ichthyosauria, Sauropterygia u. a. ausgestorben sind, ohne Nachkommen zu hinterlassen. Wiederholt gab dies Anlass, eine Parallele zu ziehen zwischen Individuen und Arten und auch letzteren eine bestimmte Lebensdauer zuzuschreiben, die eine Blütezeit und schliesslichen Tod mit vorabgehenden Alterserscheinungen umschliessen sollte. Gewiss finden wir Anzeichen von Degeneration bei mancher ausgestorbenen Stammreihe, aber ebenso gewiss fehlen sie bei anderen. Ihnen gegenüber stehen ferner zahlreiche Dauertypen, wie die Mollusken Nucula, Leda, Avicula, Mytilus, Pecten, Dentalium, die sich vom Silur, die Ostracode Cypridina, die sich vom Karbon, die Brachiopoden Discina, Lingula, die sich gar vom Cambrium ab bis auf unsere Tage erhielten. Man wird sie in unserer obigen Parallele den langlebigen Individuen vergleichen, womit aber wohl nicht viel gewonnen ist. Und wenn wir oben die Lebensdauer in Beziehung brachten zur Struktur des Individuums, so knüpften wir an etwas an, womit sich noch einige Vorstellung verbinden lässt. Diese wird aber nebelhaft, wenn wir das Aussterben, den phyletischen Tod, durch artliche oder gar Familienstruktur bedingt sein lassen und damit etwa erklären wollten, warum der diluviale Höhlenbär ausstarb, der braune Bär aber sich bis auf unsere Tage, selbst in Kulturländern erhielt.

Damit soll nicht in Abrede gestellt werden, dass nicht innere Ursachen eine wesentliche Rolle spielten beim Verschwinden der Arten, nur sollen sie in anderer Richtung gesucht werden. Da diese Fragen wesentlich auf dem Gebiete der Paläontologie liegen, ist es zweckmässig, sich der Terminologie dieser Wissenschaft zu erinnern. Seit *Waagen* (1869) und namentlich seit *Scott* (1894) bezeichnet man als „Mutationen“[1], die zeitlich getrennten Varietäten einer Art. Es sind die Abänderungen, die ein Individuum oder gleichalterige Individuen einer Art im Vergleich zu Eltern oder Vorfahren zeigen. Man kann sie mit *Rosa* (1903) auch phylogenetische Variationen nennen, da sie zeitlich aufeinander folgende Entwickelungsstadien sind. Als „Variationen“ galten *Waagen* dann die räumlich getrennten Varietäten, d. h. die gleichzeitig bei gleichalterigen Individuen einer Art auftretenden Abänderungen, also die Unterschiede zwischen Individuen derselben Generation.

Diese individuellen oder *Darwin*'schen Variationen sind auch der Zoologie, nsoweit sie sich ausschliesslich mit recenten Tieren befasst, zugänglich. Die Paläozoologie aber interessiert sich, insonderheit bezüglich unserer anhängigen Frage, besonders für die mutierende Variabilität. Im Gegensatz zu den obengenannten Dauertypen, die Aeonen fast unverändert überdauerten, wird sie meist eine fortschreitende, bestimmt gerichtete sein, wodurch gewisse morphologische und physiologische Eigentümlichkeiten der Eltern und Vorfahren im allgemeinen in gesteigertem oder verringertem Maasse wiederkehren oder auch völlig neue

---

[1]) Diese Mutationen sind wohl zu unterscheiden von den allgemein bekannten Mutationen von *H. de Vries*.

Merkmale auftreten, während hinsichtlich anderer Eigenschaften, neben den Übereinstimmungen mit den Ascendenten auch ganz beliebige schwankende, individuelle Abweichungen von diesen vorkommen können (*Jensen* 1907) Wir stellen uns vor, dass diese progressive Variabilität, unter Eingreifen der Selektion, die phyletische Entwickelung bedingt. Ob sie aus äusseren oder aus inneren Gründen statthat, liegt ausserhalb unseres Rahmens. Aber nicht die Vorstellung, dass in ihr der Keim zum phyletischen Tode liegen kann. Sie fördert z. B. eine Spezialisierung, die eine Tierart oder einen Stamm dauerfähiger macht. In weiterer Förderung kann aber die anfänglich nützliche Einrichtung zu einer Exzessbildung werden, die den Träger schliesslich zum Untergang führt. Wann dies Stadium erreicht ist, erkennt unser blödes Auge nur selten so deutlich wie bei der jungtertiären Katze Machairodus, bei der die anfänglich vorteilhafte Vergrösserung der Eckzähne über das Maass hinausging und schädlich werden musste Ähnlich beim pleistozänen Riesenhirsch (Cervus giganteus), dessen Geweih, das über 3 m spannte, schliesslich den Aufenthalt im Walde unmöglich machte. Andere Tiergruppen zeigen ähnliche Exzessbildungen. So finden bekanntlich bei Haien die Reservezähne, spiralig eingerollt, im Kiefer Platz und treten successive zu Tage. Bei den paläozoischen Cestracionten: Campyloprion und Helicoprion verschmolzen sie aber zu monströsen spiraligen Gebilden, die nur noch schaden konnten und diese Fische zum Aussterben brachten.

Hierher gehört auch die Neigung vieler Tierstämme, mit kleinen Formen beginnend, allmählich Riesenwuchs anzunehmen. Er soll uns im nächsten Abschnitt beschäftigen. Hier sei nur an die Ammoniten erinnert. Von dieser, über 4000 Arten zählenden Cephalopodenfamilie hat keine einzige die Kreidezeit überlebt und gerade unter den jüngsten ihres Stammes, die übrigens schrittweise zunehmende Degenerationserscheinungen aufweisen (*Abel* 1904), finden sich Riesen. Ihnen begegnen wir auch unter den im Trias ausgestorbenen Stegocephalen, denen gegenüber unsere heutigen Amphibien wie Zwerge erscheinen. Auch bei tertiären Säugern ist die Tendenz der Körpervergrösserung auffällig.

Überall nun wo die progressive Variabilität ungehemmt zu Riesenbildung führte, musste diese schliesslich das Tier schädigen in seiner Beweglichkeit Feinden gegenüber; in seinem Nahrungserwerb, an den besonders hohe Anforderungen gestellt wurden; in seiner Anpassungsfähigkeit an Änderung der Umgebung, da ja seine Spezialisierung bereits bis zum Exzess gesteigert war. Dies erklärt genügend die Kurzlebigkeit dieser Riesenformen, welche durch innere Ursachen derart umgebildet wurden, dass sie schliesslich äusseren Ursachen erliegen mussten. Und wenn man einwerfen wollte, dass auch unsere heutige Fauna Riesen kennt wie Elefanten und Bartenwale, so kann man dem entgegenhalten, dass sie offenbar auf dem Höhepunkt ihrer Entwickelung stehen und dass die Cetaceen ein fast konkurrenzfreies Gebiet bewohnen und diesem derart angepasst sind, dass sie als klassisches Beispiel weitgehendster Spezialisierung gelten.

Es ist eben nicht zu leugnen, dass hohe Spezialisierung, trotzdem sie die Fähigkeit, neuen Umständen sich anzupassen, vermindert, wo nicht aufhebt, trotzdem sie die Variationsbreite beschränken und damit den Entwicke-

lungsbahnen manchen Weg verlegen muss, durchaus nicht stets den phyletischen Tod zur Folge hat. Im Gegenteil, sie kann auch Dauertypen auszeichnen. Die bereits genannte rezente Lingula unterscheidet sich kaum von der kambrischen Lingula davisi, und dokumentiert sich damit trotz ihrer für einen Brachiopoden hohen Spezialisation, als eins der ältesten lebenden Tiere, und unser Igel (Erinaceus), der bereis im Untermiocän auftrat, ist damit das älteste lebende Säugetier trotz der hohen Spezialisation seines Stachelkleides und seiner Fähigkeit sich aufzurollen. Die Variationsfähigkeit solcher Tiere hat offenbar früh ihr Ende erreicht und damit auch ihre Stammesentwickelung, jedoch ohne Schädigung ihrer Existenz, trotzdem die Lebensbedingungen für ein Strandtier wie Lingula und für Erinaceus, der ganz Europa bis zum 61° n. B. bewohnt, sich im Laufe ihrer langen Existenz ganz erheblich ändern mussten. Und wenn wir sie, auf ihren Erfolg uns berufend, als besonders geeignete Kämpfer um das Dasein ansehen wollen, so muss doch ihre Stabilität auf inneren, uns unbekannten Ursachen beruhen.

Auf solche müssen wir auch zurückgreifen für die Mehrzahl der Tierstämme, die ausstarben ohne Hinterlassung von abgeänderten Nachkommen und deren phyletischen Tod wir erklären wollen durch Verminderung oder Unvollkommenheit der Variabilität, also der Umbildungsfähigkeit, was wieder bedingt ist durch die erreichte Organisationshöhe und mit deren Spezialisierung progressiv abnimmt *Rosa* (1903). Hierbei wirkten allerdings äussere Ursachen mit, wie sie sich äussern im Kampf ums Dasein, in Veränderung der Aussenwelt u. a. Es ist denn auch bereits von *Haeckel* (1898) hervorgehoben worden, dass sich „keine Übergangsformen mehr in solchen Gruppen finden, welche ganz im Aussterben begriffen sind, wie z. B. unter den Vögeln die Strausse, unter den Säugetieren die Elefanten, Giraffen, Kamele, Zahnarmen und Schnabeltiere. Diese im Erlöschen begriffenen Formen-Gruppen erzeugen keine neuen Varietäten mehr . . .“; und nach *Stromer* (1905) lehren uns die paläontologischen Befunde, dass spezialisierte Formen in engeren Grenzen mutieren als primitive und dass die Allgemeinheit dieser Erscheinung auf innere Ursachen hinzuweisen scheine. Allseitig werden also innere Ursachen anerkannt, ohne dass man damit der Vermutung von *Jensen* (1907) beizupflichten braucht, dass es sich hierbei um ein natürliches Aussterben der Keimsubstanz handele, sei es als Nachlassen der Bildung von Keimzellen bei einer „altersschwachen“ Art, sei es als Altersschwäche der Keimsubstanz selbst bei somatisch noch entwickelungsfähigen Arten.

Im vorhergehenden wurde, als das Aussterben der Arten mitbedingend, immer wieder neben inneren, Nachdruck gelegt auf äussere Ursachen. Es wurde auf den Nahrungserwerb, auf die Beweglichkeit diesen zu erwerben und vor Feinden sich zu schützen, auf die dafür benötigten Einrichtungen hingewiesen. Ferner wäre Klimawechsel zu nennen, der das Tier selbst, der die Vegetation beeinflusste, Waldgebiete in Steppen und Wüsten oder umgekehrt änderte und damit die Lebensbedingungen der Tiere. Ein rezentes Beispiel möge genügen. Der „Tile-Fish“ (Lopholatilus) bewohnt das Bodenwasser an der Ostküste Nord-Amerikas, wo es noch vom Golfstrom erwärmt ist. Im Jahre 1882 trat infolge einer Reihe ungewohnt heftiger Stürme an seine Stelle kaltes arktisches Wasser und tötete Millionen dieses Fisches, deren Leichen hunderte Quadratmeilen Meeres-

fläche bedeckten. Sie schienen ausgestorben, wäre es nicht, dass sie in den letzten Jahren wieder auftraten. Vielleicht ist das Erlöschen der Riesen-Faultiere und -Gürteltiere Südamerikas auf Rechnung zu setzen der Einwanderung von Raubtieren und anderen für den Kampf um das Dasein besser zugerüsteten Tieren von Nord-Amerika her, als die beiden Kontinente sich verbanden. Die Geschichte lehrt ja, wie Tiere — man denke nur an die Iliaden der Wanderratte, des Sperlings, des verwildernden Kaninchens und Hausschweins auf Inseln und anderen ihnen ursprünglich fremden Gebieten — in Begleitschaft des Menschen in neue Wohngebiete transportiert, mithalfen die dortige Fauna zum Untergang zu bringen. Auch ansteckende Krankheiten, namentlich solche, die durch bewegliche, transport- oder wanderfähige Insekten verbreitet werden, können Ursache für des Aussterben von Säugern gewesen sein, die nur durch erworbene Immunität überwunden werden konnte. War durch Krankheit oder anderswie die Induviduenzahl einer Art einmal vermindert, so konnte Inzucht oder andere Momente ihr den Todesstoss geben *Osborn* (1906). Unberücksichtigt können wir schliesslich lassen die Aussrottung durch den Menschen. Nach einzelnen soll bereits der Mensch der Steinzeit als gefährlichster Rivale aufgetreten sein. Was er in historischer Zeit in dieser Beziehung auf dem Gewissen hat würde eine lange Liste bilden. Sie würde anheben mit den Riesenvögeln Alca impennis und Dodo, mit Stellers Seekuh und vielen anderen und würde mit Ausrottung des Quagga (1865) oder des Tarpan (1876) noch lange nicht ihr Ende erreicht haben.

2. Kapitel.

Form und ihre Bedingungen.

Nachdem wir im vorhergehenden die Veränderungen, welche die Form der Tierkörper durch Entwickelung, also durch Wachstum konstruktiver und regressiver Art erfährt, behandelt haben, gilt es jetzt, nach dieser Form selbst zu fragen. Hierbei liegt es nicht auf unserem Wege, uns mit den idealen Grundformen und mit den Gesetzlichkeiten, welche dieselben beherrschen, kurz mit dem zu beschäftigen, was *Haeckel's* Promorphologie als Lehre von den organischen Grundformen bezeichnet hat. Deren Erhaltung in ihrer für jede Art charakteristischen Weise, deren Übertragung von Eltern auf Kind, haben wir auf S. 330 als eine Eigenschaft des tierischen Organismus, die wir mit *Roux* Selbstgestaltung nannten, erkannt. Wir dürfen ferner die Form, in der ein Tier auftritt, als Funktion seiner Vererbung und Anpassung ansprechen. Sinnfällig wird dies, wenn wir auf die Lebensweise der Organismen, namentlich auf das Medium, in welchem sie leben und auf ihre dadurch bedingte Bewegungsweise achten. Für unsere Zwecke wird es genügen, vier Grundformen bei den Tierkörpern zu unterscheiden. Ihr Vorkommen in der Reihe der Tiere, ihre Abänderungen in Verbindung mit der Lebensweise und Bewegungsart ist zunächst darzulegen.

1. Die amorphe oder irreguläre Grundform ist vielen Protozoen eigen sowie der Mehrzahl der Schwämme, bei denen infolge von Sessilität der ursprünglich radiäre Bau verwischt ist. Wir nennen sie gestaltlos, da sich ihre Form nicht charakterisieren lässt durch nach Richtung und Beschaffenheit sich unterscheidende Richtungslinien oder Achsen und Symmetrieebenen. Darum braucht ihnen aber nicht eine gewisse Formbeständigkeit abzugehen. Bei den Schwämmen wird sie gewahrt durch das Skelet. Unter den Protozoen erhält sie sich bei den Ciliaten durch ein dichteres Ectoplasma und eine Cuticula; denn wenn auch letztere bei den sogenannten formveränderlichen (metabolen) Arten gestattet, während der Bewegung die Gestalt zu verändern, so kehrt diese in Ruhe doch sofort wieder zurück.

Gegenüber der unbeständigen Form des Weichkörpers haben viele Rhizopoden ein regelmässig gestaltetes Chitin-, Kalk- oder -Kieselskelet. Hierdurch kann erzielt werden:

2. Die sphärische oder kugelige Grundform vieler Radiolarien, Heliozoen und einzelner anderer Protozoen. Wichtig ist, dass obengenanntes Skelet Anlass geben kann zu Oberflächenvergrösserung des Körpers, bei geringer Masse desselben, wodurch der Reibungswiderstand im Wasser erhöht wird und damit gleichzeitig die Schwebefähigkeit vieler dieser planktonisch lebenden Tiere (s. u.). Bei den Acantharien unter den Radiolarien wird dies erreicht durch 20 im Mittelpunkt zusammenstossende, nach dem Müllerschen Gesetz angeordnete, die Körperoberfläche weit überragende Stacheln; bei der Familie der Tripyleen durch lange hohle Stacheln oder baumförmig verästelte Fortsätze des Kieselskelets, das bei anderen wieder aus Stäbchen besteht, die eine weite Gitterkugel bilden. Unter den Monopyleen, deren Skelet in Hauptsache einachsig ist, kommt Oberflächenvergrösserung durch flächenhafte Ausbreitung zustande, z. B. bei Theophormis. Ähnliches zeigt unter Cystoflagellaten Leptodiscus medusoides neben der sphärischen Noctiluca.

Abgesehen von den Schwämmen, deren Form wie gesagt sich gewöhnlich nicht unter bestimmte Normen bringen lässt und daher als gestaltlos bezeichnet wird, unterscheiden wir bei den Metazoen:

3. Die radialsymmetrische oder strahlige Grundform, bei der um eine Hauptachse mit verschiedenen Enden (Polen) gleiche Organe in grösserer Zahl gleichmässig strahlig angeordnet sind und zwar so, dass Schnittebenen, die von der Hauptachse ausgehen, den Körper in kongruente Teile zerlegen. Solchen radiären Bau treffen wir bei Coelenteraten und Echinodermen an, er kommt niemals bei Landtieren vor. Er eignet sich zur kriechenden, langsamen Fortbewegung der Echinodermen auf dem Meeresboden und zur schwebenden oder durch Formveränderung erzielten Locomotion vieler Cnidarier. Festsitzende Formen derselben zeigen vielfach (Anthozoen) eine bilaterale Anordnung mancher Organe. Da sie aber andererseits eine mehrfache Wiederholung gleicher Organe um eine heretopole Achse zur Schau tragen und diese massgebend ist für den radiären Bau (*Spengel* 1905), haben wir sie dieser Grundform unterzuordnen und erscheint es unnötig, dafür den Begriff der zweistrahligen Symmetrie einzuführen. Ebensowenig ist er auf die Ctenophoren anzuwenden. Leiten wir sie von radiären Cnidariern ab, so ist ihre Bilateralität auf die pelagische Lebensweise zurückzuführen.

4. Die **bilateral-symmetrische** Grundform charakterisiert alle übrigen Tiere. Sie lassen sich durch eine Haupt- oder Sagittalebene in eine rechte und linke Hälfte zerlegen. In diesen Hälften oder Gegenstücken (Antimeren) liegen die paarigen Organe, die einander spiegelbildlich gleichen, einander gegenüber; entweder zu zweien oder als Multipla davon, wenn der Körper aus einer verschieden grossen Zahl von Segmenten aufgebaut ist, in welchen diese Organe dann in einer Doppelreihe hintereinander liegen. Auch der Typus der Bilateralität kann sekundär, namentlich durch sessile Lebensweise, getrübt werden und Anklänge an radiären Bau darbieten, so in den Kopfanhängen verschiedener Würmer, im Räderorgan der Rädertiere, in den Tentakeln der Tintenfische.

An der eben genannten Hauptebene unterscheiden wir dorsal und ventral, entsprechend der Rücken- und Bauchfläche und deren ungleichartigen Differenzierung. Letztere ist wohl in erster Linie dadurch bedingt, dass beide Flächen sich verschieden betätigen. Auf der Bauchfläche ruht als Regel das bilaterale Tier; sie ist die Fläche, die auch bei der Bewegung dem Boden zugewendet, vom Lichte abgewendet ist. Abweichungen hiervon fehlen nicht. So nehmen die Plattfische nach einer ersten Jugendzeit, die pelagisch verbracht wird, die Gewohnheit an, sich auf die rechte oder linke Körperseite zu legen. Und da sie echte Bodenfische werden, wandert das Auge der Bodenseite auf die dem Licht zugekehrte Seite, die als Regel auch die einzige gefärbte ist. Diese Lebensweise macht den Bau auch anderer Teile z. B. der paarigen Flossen, der Mundspalte, der Bezahnung asymmetrisch.

Dies bringt uns auf die wichtige Erscheinung der **Asymmetrie** bei Bilaterien. Wir lassen unberücksichtigt, dass unpaare Organe, wie Herz, Leber asymmetrisch liegen, dass der Darmkanal sich in Schlingen legen kann und aus der Symmetrieebene abweicht u. d. m. Wichtiger ist, dass auch paarig angelegte Organe ihre spiegelbildliche Gleichheit verlieren können oder dass eins derselben gar fortfällt. Für manche dieser Asymmetrien können wir den Anlass in der durch die Lebensweise bedingten Körperform suchen. Beim Vogel fordert die Flugfähigkeit Raumersparnis in der Rumpfhöhle, sie bietet nur Raum für ein Ovarium, um so mehr als die dotterreichen Eierstockseier sehr umfangreich werden; das rechte Ovarium gelangt denn auch nicht zur Ausbildung. Ähnlich verhalten sich manche Knochenfische mit nur einem Ovarium (Perca fluviatilis, der vivipare Zoarces u. a.) oder mit zwei ungleich grossen. Beschränkte Raumverhältnisse, hervorgerufen durch die lange, enge Cylinderform des Körpers sind es auch, wodurch bei allen Schlangen die Symmetrie der doppelten Lungensäcke aufgehoben ist, indem der eine derselben im Wuchse zurückbleibt, manchmal in dem Maasse (Tropidonotus natrix z. B.), dass er nur noch ein Rudiment darstellt. Auch die Geschlechtsorgane und Nieren erfahren diese Asymmetrie in der Ausbildung, daneben auch eine solche der Lagerung, indem sie in der engen Leibeshöhle nicht mehr einander gegenüber, sondern hintereinander liegen.

Am frühesten hat aber der asymmetrische Bau der Cetaceen die Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Abgesehen von ungleicher Färbung der beiden Körperseiten und ihrer Barten bei Balaenoptera musculus, ist eine ausgesprochene Asymmetrie am Schädel namentlich der Zahnwale wahrzunehmen, am auffälligsten in der hinteren Stirn und in der Nasengegend, die aber auch tiefere Teile ergreift und Ungleichheit der Hirnhemisphären hervorruft. *Abel* (1902), der

neben *Marshall* und *Reh* wertvolle Übersichten über Asymmetrie im allgemeinen gab, sucht die Ursache in der Verlagerung der Nasenlöcher nach oben und hinten auf den Scheitel des Schädels[1]). Diese Verlagerung ist ihrerseits wieder eine Anpassung an das Wasserleben, indem sie das Atemholen erleichtert. Auch der Schädel mancher Pinnipedia und der Sirenia ist auffällig ungleichseitig; bei anderen Säugern ist dies weniger deutlich. Das gilt auch für die Asymmetrien in den Knochen und Muskeln, die namentlich *G. A. Guldberg* (1896, 97) für die beiden Körperhälften der Säuger und Vögel durch Maass- und Gewichtsbestimmungen nachwies. Wir werden später sehen, dass er an diese morphologische Asymmetrie, die sich auf die Nerven und Gefässe ausdehnt, eine funktionelle Asymmetrie festknüpfte, die von grossem Einfluss ist auf die Art der Bewegung.

Bekannte Beispiele von Abweichungen von der bilateralen Symmetrie sind die Ungleichheit des Geweihes, namentlich des Augensprosses desselben, beim Rentier; der Schnabel des Kreuzschnabels (Loxia), dessen Spitzen sich kreuzen, indem Ober- und Unterkiefer in entgegengesetztem Sinne sichelförmig gebogen sind; der Schnabel von Anarhynchus (Thinornis), dessen Spitze etwa um 45° nach rechts abgebogen ist. Ferner die ungleiche Länge und Stärke der Scheren, Antennen und des letzten Fusspaares mancher Crustaceen; desgleichen der subgenitale Sternit beim Männchen von Phyllodroma, der Penis und andere Asymmetrien bei Insekten.

Im Gegensatz zu derartigen Fällen lässt sich für andere eine direkte Bedingung angeben. So bei einem Fuchsschädel, an dem *K. Toldt* (1906) die Symmetrie gestört fand durch asymmetrische Ausbildung der Kaumuskeln, ihrerseits wieder bedingt durch einen krankhaften Reisszahn, der die entsprechende Kieferhälfte zu schonen gebot, wodurch deren Muskulatur, infolge von Inaktivitätsatrophie zurückging, die entgegengesetzte aber zunahm, was gleichsinnig auf die knöcherne Unterlage zurückwirkte. Ebenfalls als pathologische Veränderung hat zu gelten die von *Darwin* (1868) beschriebene Asymmetrie des Schädels des Widderkaninchens mit nur einem hängenden Ohr. Die Knochen auf dieser Seite sind in sagittaler Richtung verlängert, selbst der Unterkiefer ist in Mitleidenschaft gezogen, wobei als Ausgangspunkt die Verschiebung des äusseren Gehörganges des hängenden Ohres anzusehen ist. Weit tiefer eingreifend in die Gesamtorganisation ist die Asymmetrie der Gastropoden, die sich so sinnfällig an den Schneckenhäusern äussert. Für ihre Entstehung hat man bald als Ausgangspunkt eine ursprüngliche hohe Kegelschale, bald ungleiches Leberwachstum oder andere Momente herangezogen, worüber die Lehrbücher der Zoologie berichten. Eine andere Theorie, die hier nur anzudeuten ist, besagt (*Thiele* 1907), dass die Ausgangsform der Gastropoden, die von Strudelwürmern sich herleitet, eine flache Rückenschale erwarb, deren Wirbel nach vorn vorgewölbt war. Da nur die linke Geschlechtsdrüse bestehen blieb und in den Schalenwirbel hineinrückte, bewirkte sie die Verschiebung der Schale nach links, deren Öffnung noch stets nach hinten sah.

---

1) *Kükenthal* (1908) sieht neuerdings in der Asymmetrie des Walschädels, der links dicker aber schmäler ist, eine Wirkung des linksseitigen stärkeren Wasserdruckes, dadurch hervorgerufen, dass die auch funktionell asymmetrische Schwanzflosse den Körper vorwärts treibt unter gleichzeitiger Drehung nach links.

Die Schale erfuhr nun aus statischen Gründen eine Drehung nach vorn, den ihr Inhalt mitmachen musste, desgleichen der Mantel und endlich tiefer gelegene Teile. Welche Hypothese auch das Richtige treffen mag, stets hat man die Asymmetrie auf mechanische Verhältnisse zurückgeführt, die von der Schale ausgingen und auf die übrigen Organe zurückwirkten.

Solche Momente sind es auch, die bei parasitischer Lebensweise die bilaterale Symmetrie soweit stören können, dass oft nur auf Umwegen, z. B. durch Erforschung des Entwickelungsganges des betreffenden Organismus, wobei man bekannten Larvenstadien begegnet, dessen systematische Stellung zu enthüllen war.

Um zunächst bei Gastropoden zu bleiben demonstriert dies die in Holothurien endoparasitisch lebende Entoconcha mirabilis: ein wurmförmiger Schlauch, der sich nur an seinen beschalten, Natica-artigen Jungen als Mollusk erkennen liess. Den Werdegang seiner Deformierung, gewissermassen längs Stufen der Umbildung, dargestellt durch die auf Echinodermen ectoparasitisch lebenden Mollusken Thyca und Stylifer und durch den fast endoparasitischen Entocolax, hat *Schiemenz* (1889) dargelegt.

Der Parasitismus ruft derartige tiefgreifende Formveränderungen hervor, bald durch beschränkte Raumverhältnisse, die der Wirt bietet, bald durch die mit dem Parasitismus verbundene sessile Lebensweise, bald durch beides (s. u.). Unter den Isopoden z. B. beginnen die auf Crustaceen parasitierenden Bopyrinae, die wir namentlich durch *Giard* und *Bonnier* kennen, ihr Leben als bilaterale Larven, die auf dem Boden leben. Auf dieses Epicaridenstadium folgt das pelagische Cryptoniscusstadium, in welchem sich schliesslich die Larve, je nach der Art, auf der Oberfläche ihres Wirtes oder in natürlichen Höhlen desselben, z. B. in der Kiemen- oder Bruthöhle zeitlebens festheftet. Namentlich die höhlenbewohnenden Formen sind, was die Weibchen anlangt, in ihrem Wachstum beschränkt, müssen sich dem gebotenen Raume anpassen und erfahren dadurch Deformierung, häufig fast bis zur Unkenntlichkeit (vergl. Fig. 4).

Letzteres gilt in erhöhtem Maasse für die parasitischen Copepoden, unter denen die Weibchen der Lernaeen das Maximum der Deformität erreichen. Ihr wurmförmiger Leib ohne Gliederung, mit verunstalteten Anhängen, liess die älteren Untersucher sie unter die Würmer stellen, bis ihr Larvenstadium von Cyclopsform erkannt war und damit ihre Zugehörigkeit zu den Crustaceen. Hier wurde also der Parasitismus durch Sessilität Bedingung der Umformung. Sessilität war es auch, welche die Cirripedien so sehr von der Gestalt bilateraler Crustaceen abweichen liess, dass man sie früher unter die Mollusken versetzte, bis der Fund ihrer bilateralen Larve ihre Crustaceennatur nachwies.

Die vorangehende Reihe von Beispielen zeigte uns, dass die Asymmetrie ein sekundärer Erwerb ist, für den sich meist ein Anlass in der Lebensweise nachweisen lässt. Sie muss andererseits wieder auf den Organismus zurückwirken, in allererster Linie auf dessen Locomotion. Obwohl diese uns später zu beschäftigen hat, dürfte es geraten sein, vorauslaufend den Zusammenhang zwischen Form und Bewegung zu besprechen. Zu dem Zwecke empfiehlt es sich abermals, die Tiere Revue passieren zu lassen; diesmal aber, nach dem Vorgange von *Bergmann* und *Leuckart*, in einfacher Weise geordnet nach der Grundform der Kugel, der Scheibe, des Cylinders und deren Modifikationen.

Die kugeligen und scheibenförmigen Tiere haben bei der Bewegung einen grossen Widerstand des Mediums zu überwinden, als dessen Maass die Grösse der Widerstandsfläche zu gelten hat. Wir finden sie (Protozoen, Cnidarier, Seeäpfel) an das Leben im Wasser gebunden, in welchem die Bewegung einen geringeren Kraftaufwand fordert. Gleichfalls ausschliessliche Wasserbewohner sind diejenigen cylindrischen Tiere, deren Längsachse vertikal orientiert ist und die durch vielfache Wiederholung der Organe um diese Längsachse als radiäre Tiere gelten, wie die sessilen Cnidarier und die schwimmenden Ctenophoren. Auch die sessilen Bilateralia (Bryozoen, tubicole Anneliden usw.) haben die Cylinderform mit vertikaler Achse. Horizontal ist diese Längsachse — abgesehen von den radiären Holothurien — ausschliesslich bei den Bilateralia. Norm ist, dass bei ihrer Bewegung das eine Körperende vorangeht, damit Sitz der wichtigsten Sinnesorgane wurde und zum Kopf sich differenzierte. Ihr Körper kann rund sein, wie bei Rundwürmern, dorso-ventral niedergedrückt oder von rechts nach links zusammengedrückt. Die niedergedrückte (deprimierte), platte Körperform finden wir bei den Plattwürmern; ferner unter Wasserbewohnern, die an der Oberfläche treiben (Corycaeiden, Phyllosoma), oder an den Boden gebunden sind wie Krabben, Degenkrabben, Gastropoden und ganz allgemein die Bodenfische. Im Gegensatz hierzu verbindet sich gemeinhin mit schneller Bewegung ein zusammengedrückter, komprimierter Körper, wie die Mehrzahl der Fische, Vögel und Säuger ihn hat; desgleichen die schnellschwimmenden Macruren unter den dekapoden Krebsen; die Gammariden im Gegensatz zu den niedergedrückten langsamen Isopoden usw. Viele Insecten und Reptilien legen dar, dass es sich hierbei nicht um feste Regeln handelt und dass schnelle Laufbewegung auch mit niedergedrücktem Körper sich verbinden kann.

Wir nennen die bilaterale Grundform eine symmetrische, da wir vom eigenen Körper und dem der uns gewöhnlich umringenden Tiere gewohnt sind die beiden Körperhälften als symmetrische zu beschauen. Kleine Abweichungen nehmen wir dabei gern mit in den Kauf und sind bei geringem Nachdenken überzeugt, dass mit dieser morphologischen Symmetrie eine funktionelle verknüpft ist, wie sie sich so sinnfällig äussert in den geordneten Bewegungen der Arthropoden und Vertebraten. Diese werden gewährleistet durch die gleiche Belastung der beiden Körperhälften und durch die gleiche Ausbildung der beiseitigen locomotorischen Apparate. Störungen in dieser Symmetrie sind daher Störungen im mechanischen Verhalten, welches Bedingung einer zweckmässigen, regelmässigen und schnellen Bewegung ist. Von weniger eingreifenden Asymmetrien können wir uns vorstellen, dass ein störender Einfluss derselben durch Übung überwunden werden kann. Diesbezüglich ist aber wenig Genaues bekannt. Genaueres wissen wir nur von den geringfügigen, nicht aus Lebensweise erklärlichen Asymmetrien, von denen wir auf S. 360 sagten, dass namentlich *G. A. Guldberg* sie bei Vögeln und Säugern durch Maass- und Gewichtsbestimmungen im Skelet und in der Muskulatur der Extremitäten nachwies.

Handelt es sich dabei nicht um quantitative Unterschiede eines Skeletteiles, die durch einen anderen derselben Extremität kompensiert werden, so dass der totale Unterschied zwischen den gleichnamigen Extremitäten beider Seiten fast oder ganz gleich 0 ist, handelt es sich vielmehr um eine Asymmetrie, die *Guldberg*

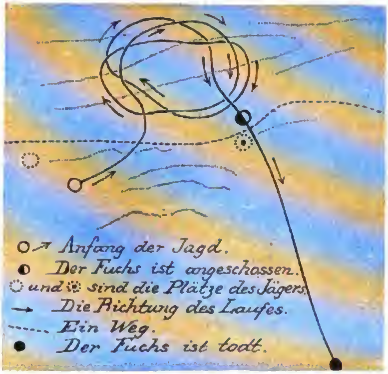


Fig. 2.

Kreisbewegung eines Fuchses während der Jagd (nach *F. O. Guldberg*).

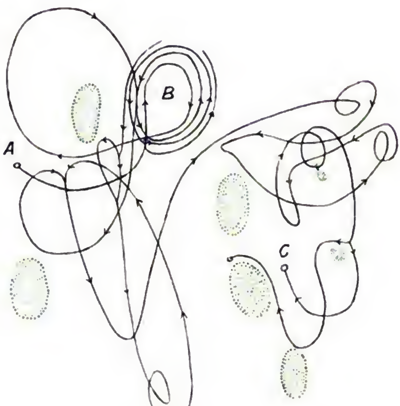


Fig. 3.

Bewegung eines Schwarmes von 20 mm langen Larven des Fisches Amia, die während 15 Minuten der Führerschaft des Vaters entzogen waren, bis zur Wiedervereinigung mit demselben (C). Von A ausgehend teilte er sich, kehrte zum Punkte B zurück und führte Kreisbewegungen aus unabhängig von Untiefen (punktiert) und Wasserpflanzen (gestrichelt). (Nach *Reighard*.)

reell nannte, die aber wohl besser total heisst, da sie die Summe ist aller quantitativen Unterschiede in den korrespondierenden Extremitäten, dann entspricht ihr eine funktionelle Asymmetrie, indem die morphologisch bevorzugte Seite auch eine grössere Muskelarbeit liefert, wofür das Überwiegen des rechten Armes bei der Mehrzahl der Menschen über den linken ein bekanntes Beispiel ist. Die Ursache für das Überwiegen dieser Rechtshändigkeit über die weit seltenere Linkshändigkeit ist aber in einer Asymmetrie des Gehirns zu suchen, dessen linke Hemisphäre allermeist über die rechte bevorzugt ist. Diese ist möglicherweise wieder abhängig von einer Asymmetrie in der beiderseitigen Blutzufuhr, die ihrerseits vielleicht wieder bedingt wurde durch Annahme des aufrechten Ganges (*Bolk*, *Gaupp*). Muskuläre Asymmetrie der Körperhälften wird aber von Einfluss sein auf die wichtigste Bewegung: auf die Progression. Wird ihre Richtung nicht bestimmt und reguliert durch die Ortssinne, so wird sie eine circuläre werden mit der arbeitskräftigeren Seite nach innen.

Diese physiologische, von den Sinnen unabhängige, nur durch die Mechanik des asymmetrischen Organismus bedingte Circularbewegung ist von alters her durch eins ihrer Resultate bekannt: dass nämlich im Walde Verirrte wider Willen im Kreise gehen und dadurch wieder auf ihren Ausgangspunkt zurückkehren. Ein eingehendes Studium erfuhr diese Kreisbewegung erst durch *F. O. Guldberg* (1896). Er wies nach, dass sie bei Mensch und Tier vorkommt, wenn deren Ortsveränderung nur von der Mechanik der Bewegungsorgane abhängt, somit jeder Leitung durch die Sinne entbehrt. Im freien Leben kann das vorkommen z. B. im Nebel, in der Dunkelheit, bei Tieren bei schnellem Lauf aus Furcht, wobei die Orientierung zeitlich gestört ist (Fig. 12). Da aber die Orientierung wohl selten ihren steuernden Einfluss ganz verliert, wird diese biologische Ringbewegung nicht ganz identisch sein mit der physiologischen Ringbewegung. Durch andere Faktoren beeinflusst wird sie, einen grösseren und unregelmässigeren Ring beschreiben als bei der physiologischen Ringbewegung. Hierdurch vermindert aber nicht die Bedeutung dieser biologischen Ringbewegung. Dieselbe leitet z. B. die von den Eltern getrennten Jungen, trotz ihrer noch ungeübten Sinne, und ohne ihren Willen zu ihnen oder zum Neste zurück (Fig. 13). Sie führt versprengte Herdentiere wieder zusammen; sie lenkt das verirrte Tier, bindet es an seine oft überraschend enge Heimat und erweist sich damit als von tiefgehender Bedeutung im Leben der Tiere.

---

3. Kapitel.

Körpergrösse und einige ihrer Bedingungen.

Eng an die Frage nach der Form schliesst sich die nach der Körpergrösse an. Sie ist eine begrenzte nach unten, mehr noch nach oben hin. Und wenn dafür gesorgt ist, dass die Bäume nicht in den Himmel wachsen, so ist das bei Tieren noch ausgiebiger der Fall, statischer, mechanischer, aber auch biologischer Gründe wegen.

Fast in allen Abteilungen kommen Riesen und Zwerge vor. Es lässt sich jedoch darüber kaum mehr sagen, als dass die eine Formenreihe die Tendenz hat zur Vergrösserung des Körpers, die andere nicht, dass also erstere nach dieser bestimmten Richtung hin eine progressive Variabilität zeigt, wie auf S. 355 zur Sprache kam. Wir können ferner, im Anschluss an unsere dortigen Betrachtungen über das Aussterben der Tiere, dem Kampf ums Dasein eine wesentliche Rolle zuerkennen als Regulator der Körpergrösse. Der übermässig grosse Körper verlangt doch ganz bestimmte Lebensbedingungen für seine Existenz. Zunächst Nahrungsüberfluss; denn wenn ein kleines Tier auch relativ mehr frisst, da das Körpervolumen im Kubus, die ernährende Fläche aber nur im Quadrat zunimmt — ein Gesetz, das nur ganz im allgemeinen gilt —, so handelt es sich bei Riesenformen um solche Nahrungsmengen, dass deren Beschaffung auf Schwierigkeiten stossen und Anlass werden kann zu Schädigung der Art. Ferner kann das Gewicht ein Hemmnis werden bei der Ortsveränderung, bei der Beweglichkeit Feinden oder der Beute gegenüber. Endlich fordert die für die Bewegung benötigte Muskulatur grössere Ansatzflächen am Skelet, gleichgültig ob dies ein inneres ist, wie bei Wirbeltieren, oder ein äusseres wie z. B. bei Arthropoden. Damit ist der Anstoss zu dessen Vergrösserung gegeben, die fortschreitend ihrerseits wieder umfangreichere Muskulatur heischt und deren Masse zunehmen lässt. Ein Circulus vitiosus führt damit, wenn nicht rechtzeitige Hemmung eintritt, zur Bildung extremer Charaktere, die verhängnisvoll werden.

Selektion merzt also schädlich gewordene Körpergrösse aus und erhält die kleineren und mittelgrossen Formen, die nach Ernährung, Schutzbedürfnis, Wanderfähigkeit, früherer Fortpflanzungsfähigkeit usw. dauerfähiger sind.

Einige Beispiele aus verschiedenen Tiergruppen, mit Hinweis auf einzelne Bedingungen für die Körpergrösse, mögen folgen.

Unter Protozoen findet man die grössten Maasse bei Formen, die ein Skelet besitzen. Man denkt dabei zuerst an die bis 6 cm grossen Scheiben der fossilen Nummuliten, aber die rezente Thalamophore Psammomyx vulcanicus steht ihnen kaum nach. Sie werden noch übertroffen durch die bis 7 cm grossen Platten und Kugeln der ihnen verwandten Xenophyophoren mit innerem Gerüst von Fremdkörpern. Auch unter Radiolarien erreichen einzelne z. B. Phaeodarien, eine Grösse von 30 mm, dank ihrem Kieselskelet und ihrer Schwebefähigkeit. Schwebend halten sich auch die kugelförmige, 1 mm im Durchmesser haltende Noctiluca miliaris und der 1,5 mm grosse scheibenförmige Leptodiscus medusoides; beide können eben durch ihre schwebende Lebensweise unter ihresgleichen so gewaltig auswachsen. Die übrigen Flagellaten sind Tiere von nur 30—40 μ, die nur zu Kolonien vereinigt grössere Körper bilden können: so die 0,7 mm grossen Kugeln von Volvox, ferner Rhipidodendron (3 mm) und Spongosoma (10 mm). Auch unter Ciliaten treten umfangreiche Kolonien auf wie die faustgrossen Knollen von Ophrydium versatile, deren Einzeltiere nur 0,4 mm gross sind. Dass von den solitär lebenden Ciliaten, z. B. Stentor (1 mm), Dileptus (1 mm), Spirostomum (3 mm) erhebliche Maasse erreichen, verdanken sie wohl ihrer Pellicula, denn nackte Protozoen bleiben klein. So liegt die Grösse der Amöben allgemein zwischen 40—500 μ; um so auffallender ist daher unter ihnen die 2 mm messende Pelomyxa unserer Süsswasser.

Besitz eines Skelettes gestattet auch den Schwämmen, neben winzigen Kalkschwämmen, sich in dem umfangreichen becherförmigen Poterium mehr als meterhoch zu erheben. Dass unter Cnidaria die acalephen Quallen Rhizostoma bis zu 80 cm Durchmesser und die des Genus Cyanea von 10 cm bis über 2 m auswachsen, ist nur denkbar bei der auf hoher See treibenden Lebensweise dieser gelatinösen, wasserreichen Tiere. Von festsitzenden Cnidaria sind für uns von untergeordnetem Interesse die zahlreichen kolonienbildenden Arten wie Korallen, ferner die über 1 m hohe, höchstens 15 mm breite Pennatulide Funiculina und die über 2 m hohe Umbellula, deren Skelet solchen Riesenwuchs möglich macht. Auffallender ist, dass hier und da auch Einzeltiere ihre Gattungsgenossen weit überragen. So überragt Branchiocerianthus imperator mit 70 cm Höhe alle übrigen Hydroidpolypen, von denen Vertreter wie Gemmaria nur 1—2 mm, Turris 2—3 mm hoch werden. Ähnlich erscheinen unter Actinien neben vielen nur wenige cm hohen Formen, wie Sagartia, Bunodes u. a., Riesen, wie der 50 cm hohe Myriactis, der aber in Schlamm, Sand, zwischen Steinen oder Korallenstücken eingegraben, auf diese Weise allseitig gestützt wird.

Es ist übrigens vielen zarten Tieren eigen, möglichst allseitig Kontakt zu suchen mit festen Körpern, Man schreibt dies einer Reizbarkeit zu. Diese Kontaktreizbarkeit treibt den Regenwurm, die freilebenden Nematoden in die Erde, andere Tiere in den Schlamm oder zwischen Steine und in Ritzen. Damit erzielt dieser Stereotropismus, wie *Loeb* (1906) diese Erscheinung genannt hat, die identisch ist mit dem Trieb vieler Organismen während ihrer Bewegung mit festen Körpern in Kontakt zu bleiben [Thigmotropismus *Verworn* (1889)] den nützlichen Effekt, dass dem Tier ein Ersatz geschaffen wird für ein fehlendes Skelet.

Andere erreichen dies, indem sie ihren Körper mit Fremdkörpern dicht bekleben. Lehrreich sind diesbezüglich die Holothurien-Geschlechter Meseres und Pseudostichopus, denen Kalkkörperchen in der Haut abgehen, die sich aber dafür nach *Sluiter* (1901) mit einer Hülle von Sand, Globigerinen und anderen Fremdkörpern umgeben.

Auch dies ist wohl eine Äusserung der Kontaktreizbarkeit. Die Art des verwendeten Materials ist denn auch meist abhängig von dem, was die Umgebung an Verfügbarem bietet. In anderen Fällen erhält man aber den Eindruck als ob eine Art Wahl getroffen werde; so bei Meseres hyalegerus, der sich, ausser mit Kieselnadeln von Schwämmen, namentlich mit Pteropoden- und Dentaliumschalen, die Spitze nach der Haut zu, bedeckt. Auch bei der Umhüllung mancher Rhizopoden, Anneliden und Ascidien erhält man diesen Eindruck (*Sluiter*).

Ein Schritt weiter auf diesem Wege führt uns zu Köchern oder Röhren aus verklebten Fremdkörpern, wie sie z. B. den Phryganeiden unserer Süsswasser zum Namen Köcherfliegen verhalfen. Dieses aus Sandkörnern, Schneckenhäusern, Pflanzenteilen gebaute Larvenfutteral dient nebenher zum Schutz der weichhäutigen Körperringe, ähnlich wie der Einsiedlerkrebs sein weiches Abdomen in ein verlassenes Schneckenhaus birgt und dies bei weiterem Wachstum gegen ein grösseres tauscht. Noch loser ist der Verband zwischen der Krabbe Homola, die eine weit grössere Muschelschale als Rückenschild trägt und vermittelst Haken am 4. Beinpaar in der Lage erhält *Sluiter* (1887).

Zahlreiche ähnliche Beispiele wären anzuführen; augenblicklich interessieren uns Wohnröhren aber nur insoweit als sie ein fehlendes Skelet ersetzen und damit die Körpergrösse beeinflussen. In grosser Verschiedenheit besitzen diejenigen Anneliden sie, die danach röhrenbewohnende Borstenwürmer heissen. Bald ist es eine zarte Röhre, die ohne Schaden verlassen werden kann und die aus einem im Wasser erhärtenden Stoff besteht, welcher Erdpartikel verklebt, bald ist es eine Röhre aus Chitin oder Kalk, häufig von grosser Stärke, die das erwachsene Tier nicht mehr erneuern kann, wenn es gewaltsam daraus entfernt wird. In letzterem Falle nähert sich dieses Absonderungsprodukt der Hautdrüsenzellen dem Begriff eines Hautskeletes. Weit mehr ist dies der Fall bei den kalkigen Hartgebilden, die der Mantel der Mollusken als Schneckenhäuser und Muschelschalen abscheidet. Untrennlich hängen diese mit dem weichen Körper zusammen und befähigen denselben, grosse Dimensionen anzunehmen. Einige extreme Maasse mögen dies erläutern.

Eine unserer kleinsten Schnecken: Carychium minimum, nur 1,5 mm lang, gehört zu den Auriculidae, unter denen Auricula bis 100 mm lang wird. Gegenüber unseren heimischen Tönnchenschnecken (Pupa) von nur 2—4 mm steht eine westindische von 44 mm. Von Lamellibranchiaten sind einige Arten der Erbsenmuscheln (Pisidium) noch nicht 3 mm lang, während die dicken Schalen von Tridacna über 1 m erreichen und ihr Schliessmuskel über 12 cm im Durchmesser misst. Auffallender noch sind die Riesentintenfische (Architeuthis, Megateuthis u. a.), bei denen Rumpf und Kopf 3 m, die längsten Arme 10 m erreichen können, und deren Gewicht man auf 2000 kg geschätzt hat. Sie bergen ihren Leib nicht wie die ausgestorbenen Ammoniten, die gleichfalls bedeutende Maasse aufwiesen, in einer Kalkschale, wohl aber gibt ihrem weichen Körper der spongiöse kalkige Rückenschulp Stütze, während der Kopfknorpel den Sinnesorganen und dem Gehirn eine schützende Kapsel liefert, auch gegen erhöhten Druck beim Aufsuchen tieferer Wasserlagen. Daneben verleiht der starke Muskelmantel und die gewaltige Muskulatur der Arme denselben lebende Elasticität.

Bei den Tunicaten ist es dann wieder der Cellulosemantel, der eine feste Umhüllung liefert, auch bei Riesenwuchs wie ihn Arcidia charcoti (15 cm), Molgula maxima (18 cm) u. a. der Antarktis aufweisen. Diese Gewässer sind überreich an Diatomeen, eine bevorzugte Nahrung der Tunikaten, worauf *Sluiter* (1906) auch diesen Grössenwuchs zurückführen möchte, der sein Maximum erreicht in Iulinia ignota, deren in einer Kolonie lebenden Tiere sich zu einem cylindrischen Strang vereinigen, der mehrere m lang werden kann. Auch den Arthropoden macht der Hautpanzer es mechanisch möglich grosse Dimensionen anzunehmen. Damit soll aber nicht gesagt sein, dass es uns nun ersichtlich wäre, wodurch z. B. unter Isopoden — von denen die Land- und Wasserasseln auch den Dimensionen nach typische, bekannte Vertreter sind — die Tiefseeassel Bathynomus giganteus bis zu 25 cm Länge auswächst. Die langlebigen Palinurus, Carcinus und der Hummer, sind Beispiele von Riesenwuchs unter Dekapoden, die daneben z. B. in Porcellana Vertreter haben von nur 12 mm Länge. Ähnliche, wenn auch weniger extreme Unterschiede zeigen die Muschelkrebse. Im allgemeinen liegt deren Schalenlänge zwischen einem halben und mehreren Millimetern. In der Tiefsee leben aber 1 cm lange Arten, die ihrer-

seits wieder weit überflügelt werden durch die bis 22 mm langen Leperditia-Arten aus dem Kambrium. Auch andere ausgestorbene Crustaceen zeichneten sich durch Grösse aus: so die auf das palaeozoische Zeitalter beschränkten Trilobiten, die über 40 cm lange Arten hatten, allerdings neben anderen von noch nicht 2 mm Länge; ferner der $1^1/_2$ m lange devonische Pterygotus.

Nachdem wir immer wieder auf die mechanische Bedeutung eines Skeletes für bedeutende Grössenzunahme Nachdruck gelegt haben, kann es nicht wundernehmen, dass dies besonders für die Wirbeltiere gilt mit ihrem Innenskelet, dem sich bei niedern Ordnungen häufig noch ein Hautskelet hinzugesellt. Vielfach herrscht die Meinung, dass die Riesenformen der Vergangenheit angehörten. Schon die Fische lehren, dass dies nur z. T. richtig ist. Allerdings übertraf der palaeozoische Titanichthys von ungefähr $7^1/_2$ m Länge seine vermutlichen Verwandten, die heutigen Lungenfische, und der miocaene Hai Carcharodon megalodon erreichte, seinen Zähnen nach zu urteilen, vielleicht eine Länge von gar 30 m. Ihnen gegenüber hat aber die Gegenwart Riesen zu verzeichnen wie Cetorhinus maximus (über 7 m), Laemargus borealis (bis 4 m), den 4 m breiten Roggen Cephaloptera u. a. Und die rezenten Arapaima (4.5 m), Luvarus, Tetrapturus, Xiphias, Regalecus (6 m) u. a. übertreffen weit, was wir von Teleostiern aus den Faunen der Vergangenheit kennen, denen übrigens ebensogut wie heute kleine Formen eigen waren, nur dass diese häufig weniger die Aufmerksamkeit auf sich zogen.

Auf S. 355 wurde an die Stegocephalen erinnert als eine ausgestorbene Amphibienordnung mit zahlreichen Riesen. Namentlich aber unter Reptilien war ausgestorbenen Ordnungen Riesenwuchs eigen. Allbekannt ist dies von den meeresbewohnenden Sauropterygia und Ichthyosauria, von denen Pareiosauria von Elefantengrösse war, und unter Dinosauriern Iguanodon, Triceratops, Diplodocus, Cetiosaurus, Brontosaurus u. a., die bis 30 m Länge und bei aufrechtem Gange bis 6 m Höhe erreichten und damit alle bekannten Landtiere überragten. Unter den Flugsauriern waren gleichfalls wieder die jüngsten Formen, die Pteranodonten, die am meisten modifizierten und grössten mit bis 6 m Spannweite der Flügel.

Die ältesten mesozoischen Reste, die wir von Säugern kennen, gehören dagegen ganz kleinen Säugern an, die z. T. kaum die Grösse der südeuropäischen Spitzmaus Crocidura etrusca, dem kleinsten rezenten Säuger, erreichten. Erst im Tertiär hebt die Tendenz der Grössenzunahme an, die in manchem Stamm schliesslich Riesen erzeugte, von dem wir jetzt nur noch kleine und mittelgrosse Formen kennen: unter Beuteltieren z. B. den pleistocänen Diprotodon von Rhinocerosgrösse und Nototherium; unter Faultieren die Riesenfaultiere Südamerikas u. a. Keine übertrafen aber unsere heutigen Elefanten, und unsere Bartenwale überragen alles Dagewesene.

Rückblickend lässt die Phylogenese der Tierstämme erkennen, dass sie im allgemeinen mit kleinen und mittelgrossen Formen anheben, denen gewöhnlich die Tendenz der Grössenzunahme, seltener der Abnahme innewohnt und dass häufig am Ende der Stammreihe, zuweilen ihren Tod besiegelnd, Riesenformen auftraten. Dass dies keine feste Regel ist, wies *Stromer* (1905) nach; denn die grössten Ostracoden (Leperditia) kennen wir aus dem Kambrium, die grössten Pteropoden (Conularia) aus den Untersilur, die grössten Phyllocariden

(Dictyocaris) aus dem Silur, die grössten Insecten (Meganema, Homoeoptera, Titanophasma) aus dem Karbon, auch die grössten Gürteltiere und Beuteltiere gehören der Vergangenheit an und dennoch haben die genannten Tiergruppen damit noch lange nicht das Ende ihrer Blütezeit erreicht.

Zum Schluss sei daran erinnert, dass in manchen Tiergruppen das eine Geschlecht das andere an Grösse überragt. Unter Säugern tut dies häufig das Männchen, wenn auch nur ausnahmsweise in dem Maasse wie Physeter, wo es die doppelte Grösse hat. Anderwärts kann das Weibchen überwiegen. In ausserordentlicher Weise bei der Spinnengattung Nephila, wo es das Männchen um das zehnfache und mehr an Länge übertrifft. Da letzteres im übrigen normal ausgebildet ist, unterscheidet es sich von sog. Zwergmännchen, derer noch unter „Parasitismus“ gedacht werden soll, da diese bei Epicariden (Fig. 4), Myzostomiden, Rotatorien wie Parasiten dem Weibchen aufsitzen; bei Bonnellia viridis verbleibt das 50 mal kleinere Männchen gar in dessen Geschlechtsgängen.



Fig. 4.

Das in der Kiemenhöhle von Krebsen (Palaemoniden) parasitierende Weibchen des Bopyriden Palaegyge Bonnieri von der Bauchseite mit dem ebenfalls von der Bauchseite gesehenen Zwergmännchen zwischen den Kiemenblättern × 4.

Das Vorhergehende enthält nur Andeutungen nach verschiedener Richtung hin; es wird durchaus nicht gerecht den vielen und vielseitigen Fragen, die sich an die Körpergrösse knüpfen.

Von mechanischen Gesichtspunkten aus sahen wir sie beeinflusst durch das Medium und durch die Art wie das Tier in demselben lebt. Die bis 10 m lange Nemertine Lineus longissimus können wir uns nur auf dem Meeresboden kriechend; eine 2 m messende Qualle nur im Meere schwebend, den fast 50 cm langen Regenwurm Perichaeta musica nur in der Erde allseitig gestützt, vorstellen. Aus mechanischen Gründen erkannten wir den Wert eines Skelettes oder einer festen Umhüllung zur Erlangung grosser Körperdimensionen. Daneben beeinflusst dann wieder die Körpergrösse in Wechselwirkung Teile des Körpers (S. 365). Durchsichtig ist dies z. B. bei Vögeln, wo nach *Fürbringer* (1888) Luftarmut bis Luftleere des Skelettes sich bei den kleineren Vögeln mit relativ mächtiger Entwickelung der Flugmuskulatur verbindet, während andererseits ein höherer Grad von Pneumatizität bei den grösseren Fliegern mit einer grossen Ersparnis an Muskelelementen Hand in Hand geht: eine Correlation, die durch genaue Wägung der Brustmuskulatur festgestellt ist.

Von genetischen Gesichtspunkten aus erscheinen in vielen Tierstämmen die kleinen und mittelgrossen Formen als die primitiveren, insofern sie einfachere und ursprünglicherere Verhältnisse getreuer bewahrten als die stärker geänderten, häufig einseitig differenzierten Zwerg- und besonders Riesenformen. Das gilt natürlich nur im allgemeinen, namentlich für die Vertebraten-Gruppen, aber

auch für manche andere Tierstämme. Ein häufig wiederkehrender Zug derselben ist allmähliche Zunahme der Grösse. Dies kam schon früher zur Sprache und auf S. 354 suchten wir darzulegen, dass es sich hierbei um eine progressive Variabilität handelt, die, ungehemmt fortschreitend, schliesslich zur Exzessbildung führt. Wenn daher *Bronn* (1858) Grössenzunahme als eins seiner „Gesetze der progressiven Entwickelung" ansah und annahm, dass die „Tiere im allgemeinen von Kreis zu Kreis zunehmen, in ungefähr gleichem Verhältnisse wie durchschnittlich ihre Fähigkeiten wachsen, wenn auch nicht überall in genauer Parallele mit den einzelnen Klassen", so werden wir uns dieser Ansicht nicht mehr anschliessen können. Sie vernachlässigt schon gleich nicht nur Zwergrassen, sondern auch die Tatsache, dass die oben genannte progressive Variabilität auch zum Zwergwuchs führen kann. So hat bereits *Fürbringer* darauf hingewiesen, dass innerhalb einer bestimmten Vogelfamilie die grossen, aber ebenso die kleinsten Formen sich durch sekundäre Differenzierung am weitesten entfernen vom ursprünglichen Verhalten, das die mittelgrossen Formen am treuesten bewahren. Mittelgrösse war auch wohl die Grösse z. B. der ursprünglichen Knochenfische, und Zwergformen, wie sie viele Gobiiden, Blenniiden, einzelne Cypriniden u. a. aufweisen, haben sich erst allmählich herausgebildet.

Vom biologischen Gesichtspunkt aus ist endlich ersichtlich, dass sowohl Grössenzunahme wie Abnahme bis zu gewissen Grenzen ihre Vorteile, aber auch ihre Nachteile haben kann. Beide bringen das Tier in neue Wechselbeziehungen zur Aussenwelt. Ihnen sich anpassend veränderte es sich, entfernte sich vom Zustand seiner Vorfahren und konnte damit eine höhere, eventuell auch eine tiefere Differenzierungsstufe einnehmen. Hierfür meinten wir oben wiederholt einen Regulator in der Selektion erkennen zu dürfen. Damit ist aber noch nicht erklärt, was im Grunde das eine Tier in dieser Hinsicht entwickelungsfähiger macht als das andere.

4. Kapitel.

Ortsveränderung und Sessilität.

Die häufig gestellte Frage nach dem Unterschied zwischen Pflanze und Tier fand stets ihre Antwort in der verschiedenen Art der Ernährung und in der Fähigkeit der Ortsveränderung bei den Tieren. Hierbei wurde natürlich nur an die aktive Ortsveränderung gedacht.

Neben dieser ist aber von ungeahnt grosser Bedeutung die passive Ortsveränderung, der auch Pflanzen unterworfen sein können. Da sie durch strömendes Wasser, durch bewegte Luft und durch Transport seitens anderer Tiere und treibender Pflanzen statthat, fällt sie damit unter die Gesichtspunkte späterer Kapitel, nicht zum wenigsten unter das über die Verbreitung der Tiere. Sie muss aber auch hier zur Sprache kommen, da sie, ebenso wie die Sessilität, fast ungemerkt an die aktive Ortsveränderung sich anschliesst.

Festsitzende Lebensweise schliesst ja ebensowenig wie passive Ortsveränderung Eigenbewegung aus und letztere befähigt zu einer wenn auch beschränkten Ortsveränderung auch solche Tiere, die im übrigen vom Transport abhängig sind.

Deutlich zeigen dies die Organismen des Plankton, unter welchem Namen *V. Hensen* all die Pflanzen und Tiere vereinigte, die im Meere treiben. Soweit er Tiere umfasst, deckt er sich also ungefähr mit dem, was *Johannes Müller* „Auftrieb" nannte. Er bezeichnet also die Schwebeformen des Meeres (Haliplankton) — er lässt sich als Limnoplankton auch für die des Süsswassers anwenden —, die willenlos von Wellen und Strömungen abhängen. Er ist demnach enger als der Begriff der pelagischen Organismen, denn zu letzteren zählen wir doch auch Tiere, welche die Hochsee bewohnen, wie Walfische, zahlreiche Fische, die bewegungskräftigen Tintenfische, kurz die pelagischen Tiere mit stärkerer Eigenbewegung, die wir mit *Haeckel* (1890) auch als Nekton zusammenfassen können.

Nicht, dass den planktonischen Organismen Eigenbewegung abgehe. Abgesehen von Pflanzen, treibenden Eiern und eingekapselten Dauerstadien von Tieren, fehlt sie selbst den microscopisch kleinen Planktonorganismen nicht, viel weniger den treibenden Larven von Coelenteraten, Echinodermen, Sipunculiden, Anneliden, Crustaceen, Mollusken, Fischen oder gar den erwachsenen planktonischen Quallen, Sagitta, Borstenwürmern, Crustaceen, Pteropoden, Heteropoden, Tunicaten u. a. Ihre Eigenbewegung tritt aber in den Hintergrund, befähigt sie nicht z. B. dem fischenden Planktonnetz zu entgehen und macht im allgemeinen ihren Unterschied gegenüber dem Necton deutlich genug.

Schärfer grenzen beide sich ab von den an den Boden gebundenen Wassertieren, dem Benthos; am schärfsten von dessen festsitzenden Formen, dem sessilen Benthos; weniger schon von den auf dem Boden laufenden oder kriechenden Tieren: dem beweglichen oder vagilen Benthos (*Haeckel*).

Zahlreich sind die Tiere, die in ihrem Lebenslauf zweien dieser 3 Kategorien angehören.

Das muss zunächst gelten für alle festzitzenden Formen, da allein schon deren artliche Erhaltung Verbreitung fordert. Hierfür kann nur in unvollkommener Weise die passive Verbreitung der ausgestossenen Eier sorgen. Ausgiebiger wird diese erreicht durch bewegungs- und transportfähige Jugendstadien. Entweder sind dies Teilprodukte oder von der Mutter sich abschnürende Knospen oder es sind Larven, gleichgültig ob diese, wie bei Actinien vivipar geboren werden oder aus vorher ausgestossenen Eiern hervorgehen. Verschieden schnell, zuweilen schon nach Stunden und häufig ohne vorher Nahrung zu sich genommen zu haben, setzen sich diese Larven fest. Dies geht gepaart teils mit Rückbildung oder Verlust von locomotorischen Apparaten und Sinneswerkzeugen, teils mit Umformung und Funktionswechsel mancher Organe teils mit spezifischer Ausbildung von anderen.

Deutlich zeigen dies die typisch sessilen Tiere, also diejenigen nicht parasitischen Tiere, die während einer grösseren Periode ihres Lebens ausserstande sind, aktiv, das heisst durch eigene Bewegung, den Aufenthaltsort zu ändern, sich aber während dieser Periode selbständig ernähren. So lautet die Definition der sessilen Tiere bei *A. Lang* (1888), der sich eingehend mit

ihnen beschäftigte, allerdings unter Erkenntnis, dass es eine künstliche Definition sei, weil ohne scharfe Umgrenzung.

Steigen wir in der Reihe sessiler Tiere aufwärts, so ist es für uns von untergeordnetem Interesse, dass z. B. unter Rhizopoden die verzweigten Röhren von Sagenella einer festen Unterlage vollständig angeheftet sind; nur mit einem Ende dagegen die cylindrische Röhre von Botellina und die aus Kieselnadeln von Schwämmen aufgebaute von Haliphysema. Wichtiger schon ist der innige Zusammenhang zwischen der aus verzweigten Röhren bestehenden Rhizopode Calcituba und der Alge, die ihr als Substrat aber auch als Nahrung dient. Sie verzehrt die Alge und vernichtet damit jeweilig ihre Unterlage. Infolgedessen brechen ihre Röhren, die auf dem unversehrten Substrat peripher weiterwachsen, ab. Fallen sie auf Algen, so wachsen sie weiter, andernfalls kapseln sie sich zeitweilig ein oder zerfallen in Amoeben, womit ihr Werdegang von neuem anhebt.

Bei den auf einem Stiele sitzenden Arten von Flagellaten ist diese Sessilität von geringem umformenden Einfluss; ihre freibeweglichen Schwärmer sorgen für die Verbreitung. Bei den meist festsitzenden wimperlosen Suctorien (Acineten) tun dies bewimperte Sprösslinge, die sich anderswo ansiedeln, ihre Cilien resorbieren und Saugfüsschen aussenden. Auch unter den ciliaten Infusorien fallen die sessilen Formen durch Rückbildung des Wimperkleides auf. Sie sind namentlich unter den Peritrichen vertreten, bei denen das Wimperkleid auf den oralen Wimperapparat reduziert ist, der bei der Nahrungsaufnahme eine grosse Rolle spielt und und den freilebenden Formen auch als Bewegungsorgan dient, falls nicht ein ausschliesslich locomotorischer Wimperring bei ihnen diese Funktion übernimmt. Sessile Arten finden sich ferner unter den Heterotrichen, gleichfalls mit Reduktion der Cilien, was ihnen den Namen Oligotricha eintrug. Alle genannten besitzen schwimmfähige Sprösslinge.

Der grosse Stamm der Schwämme ist ausschliesslich sessil. Ihre räumliche Verbreitung geschieht seltener durch Knospen wie die in einer Kapsel eingeschlossenen Gemmulae der Süsswasserschwämme, welche Winterkälte und nicht zu anhaltende Trockenheit vertragen können und durch Strömung und Wind transportfähig sind. Meist wird aber eine anfänglich blastulaartige Larve geboren — nur selten (Cliona) ausserhalb der Mutter aus ausgestossenen Eiern —, die sich unter Verlust ihrer Flagellen festsetzt.

Mit Ausnahme unseres Süsswasserpolypen (Hydra), der willkürlich seinen Standort wechseln kann, ist bei den übrigen Hydrozoen die Polypenform festsitzend. Mit ihr wechselt aber gewöhnlich eine pelagische Medusenform ab, die ihrerseits wieder frei bewegliche Wimperlarven hervorbringt, welche letztere aber auch direkt am Polypen entstehen können. Anders bei den Scyphomedusen: aus deren frei beweglichen Larve entsteht ein sedentärer Jugendzustand, der durch Knospung die Medusen entstehen lässt. Lucernaria und Verwandte dagegen, heften sich mit ihrer stielförmig verlängerten Exumbrella nur zeitweilig fest. Auf S. 358 kam bereits der Einfluss der festsitzenden Lebensweise, die der Mehrzahl der Anthozoen eigen ist, zur Sprache; sie neigen vermutlich dadurch zu einer oberflächlichen Bilateralität, die Anlass gab, bei ihnen von zweistrahliger Symmetrie zu sprechen. Unter ihnen sind aber — ausser dem rätselhaften Polyparium ambulans — die Actinien einer, wenn auch beschränkten Locomotion fähig. Ausgiebiger besitzen

letztere die bewimperten Larven der Anthozoen, die allerdings bei Actinien erst geboren werden, wenn sie bereits Actinienform haben. Auch die Brachiopoden, die sämtlich sessil sind, haben eine freischwärmende pelagische Larve mit Wimperorgan; desgleichen die Bryozoen, von denen nur Cristatella mucedo eine locomotionsfähige Kolonie darstellt. Bei Rotatorien führen nur die Weibchen der Floscularidae, meist in gelatinösen Röhren, ein sedentäres Leben, dem ein bewegliches Larvenstadium mit reduktiver Metamorphose vorausgeht.

Bereits auf S. 367 wurden die röhrenbewohnenden Borstenwürmer in ihren verschiedenen Abstufungen genannt, die endlich, namentlich bei Sabelliden und Serpuliden, zur definitiven Sessilität führen. Sie alle haben eine durch Cilien freibewegliche Larve. Diese ging nur bei den land- und süsswasserbewohnenden Oligochaeten und Hirudineen verloren, denen festsitzende Formen fehlen.

Bekanntlich tritt auch bei den trägen, an den Boden gebundenen Echinodermen ein bewimpertes Larvenstadium auf, dessen weitere Metamorphose sehr verschieden ist. Sie ist besonders kompliziert bei den Comatuliden, deren Larven sich vermittelst eines Stieles festsetzen, nach Art der gestielten Crinoiden, der einzigen Ordnung sessiler Echinodermen. Dies trug der gestielten Jugendform des europäischen Antedon den Namen Pentacrinus europaeus ein, bis man erkannte, dass sie sich weiterhin vom Stiele loslöst und damit zu Antedon wird, der sich zwar vermittelst seiner Arme rudernd fortbewegen kann, mit Vorliebe aber am Boden sich anklammert. Er gehört also der Reihe nach dem Plankton, darauf dem sessilen, endlich dem vagilen Benthos an, mit dementsprechend verschiedener Organisation.

Manche Muscheln, z. B. Austern, Chama, Spondylus kitten sich in der Jugend für ihre weitere Lebensdauer mit einer der Schalen an fremde Gegenstände fest, was dann deren Ungleichheit hervorruft. Einzig unter Muscheln geschieht die Befestigung von Anomia durch den verkalkten Byssus, der durch ein Loch in der rechten Schale hindurchtritt; sie ist die untere und schmiegt sich der Unterlage genau an. Unter Schnecken wird einzig Vermetus wirklich sessil, nach einem beweglichen Jugendzustand mit typisch gewundener Schale, die dann allmählich zu einer langen spiraligen Kalkröhre auswächst, deren Spitze am Meeresboden festgekittet ist. Auch manche Hipponyx-Arten scheinen ihre Locomotion zu verlieren, indem ihr Fuss mit einer Kalkplatte, die vielleicht dem Operculum entspricht, auf Felsen oder Molluskenschalen sich festheftet. Bei anderen, wie Rhizochilus, der auf Anthipatharien lebt, verwächst das sich verbildende Schneckenhaus mit diesen. Die Schnecke Magilus dagegen, die zwischen Korallen sich aufhält, wird von denselben so umwachsen, dass ihr Haus seine Windungsrichtung aufgibt und eine gerade, weiterwachsende Kalkröhre bildet.

Aus dem reichen Stamm der Arthropoden sind nur die Cirripedien wirklich festsitzend; abgesehen natürlich von den zahlreichen sessilen Parasiten. Die bis zur Unkenntlichkeit führende Umbildung, die letztere erfahren, kam schon auf S. 361 zur Sprache. Schliesslich sei noch an die an ihre Unterlage festgewachsenen Ascidien erinnert und an ihre mit einem Ruderschwanz versehene Larve.

Bereits früher wurde auf den umformenden Einfluss der sedentären Lebensweise auf Körper und Betragen der Tiere hingewiesen. Eindringlicher

lehrt diesen obige summarische Vorführung der sessilen Tiere; am auffälligsten die Rückbildung ihres locomotorischen Apparates. Verlust des Wimperkleides, Rückbildung der Extremitäten bei Cirripedien, des Fusses bei Mollusken, der Borsten und Parapodien bei Anneliden sind Beispiele dafür. Damit ist aber Eigenbewegung noch nicht aufgehoben. Im Gegenteil, die Kontraktilität des ganzen Körpers kann, wie bei Actinien, erhöht sein, oder dies ist wenigstens für einzelne Körperabschnitte der Fall. Dahin gehört das Ausstrecken des Vorderkörpers aus und Zurückziehen desselben in Röhren, in Schlamm u. dergl. Ferner die Fähigkeit Kiemen, Tentakel, Fangapparate auszustülpen.

Unter bestimmt gerichteter, progressiver Veränderung führt dies zu besonderen Einrichtungen, wie Schliessstücke für Röhrenmündungen, Ausbildung eines Haftstieles, wie er zahlreichen festsitzenden Tieren eigen ist und seinerseits wieder eigene Kontraktilität besitzen kann, z. B. bei Vorticella. Namentlich der Ernährungsapparat bedarf spezialisierter Einrichtungen, da ihm alle Vorteile, die aktive Ortsveränderung gerade ihm bietet, fehlen. Angewiesen auf das, was zufällig in seine Nähe kommt, muss das sessile Tier alles ins Werk stellen, dies zu erbeuten, bald durch Strudelorgane oder durch kontraktile Tentakel, die bei Actinien und Anneliden zu langen fadenförmigen Greiforganen auswachsen können, bald durch excessive Ausbildung eines Rüssels, der bei der fast sedentären, in Schlamm und Sand lebenden Bonellia und bei Thalassema taenioides $1^1/_2$ m weit ausgestreckt werden kann. Hierher gehört auch die Verlagerung des Afters, die häufig bei sessiler Lebensweise auftritt.

Dass Sessilität auch auf die Sinnesorgane rückbildend wirkt, lehrt Vergleichung der sessilen Polypen mit den zugehörigen Quallen; lehrt Vergleichung der Ascidien mit ihren appendikularienartigen Larven oder der pelagischen, mit Augen versehenen Borstenwürmern mit ihren sessilen Verwandten. Dass der Unterschied nicht auffälliger ist, liegt z. T. daran, dass Sessilität eben bei Gruppen auftritt mit im ganzen niedriger Organisation, auch des Sinnesapparates.

Hinsichtlich der oben genannten Eigenbewegungen sessiler Tiere sei daran erinnert, dass diese sich vielfach als rein mechanische nachweissen lassen. Ich denke dabei an die Zwangsbewegungen, die nach L o e b der Hydroidpolyp Eudendrium und die Röhrenwürmer Serpula und Spirorbis der Lichtquelle zu, anderen dagegen von ihr sich abwendend, ausführen und die mit dem H e l i o t r o p i s m u s der Pflanzen übereinstimmen.

Es kann bei näherer Überlegung nicht wundernehmen, dass — abgesehen von Parasiten — festsitzende Formen ausschliesslich an das Wasser gebunden sind und auf dem Lande durchaus fehlen. Sessilität modifiziert ja zunächst den Nahrungserwerb. Das Tier ist angewiesen auf vorbeitreibende oder schwimmende Beute, die es durch Strudelbewegung oder anderswie einschlürfen; die es mit flottierenden Schleimfäden umstricken; mit ausgeworfenen Nesselfäden lähmen; die es mit Tentakeln oder anderen Fangapparaten ergreifen muss. Nur letztere Fangmethode ist für Landtiere ausführbar und wird denn auch von einzelnen Wegelagerern angewandt, z. B. vom Ameisenlöwen, der eine trichterförmige Grube gräbt und auf ihrem Boden auf herabrutschende Beute lauert, auch von der Spinne, die in ihrem Netz auf Passanten wartet. Im übrigen besitzt aber weder die Luft noch die Erde ein Aequivalent für Plank-

tonorganismen, wie sie dem sedentären Wassertier leicht zum Opfer fallen. Ferner würde Sessilität auf dem Lande Zwitterigkeit und Selbstbefruchtung fordern, Kreuzbefruchtung also ausschliessen; denn eine Übertragung von Sperma auf die Eier eines anderen Individuums durch die Luft ist undenkbar.

Was Sessilität hervorrief, lässt sich nur vermuten und dann auch nur für einzelne Abteilungen. Häufig wird sie sich aus einem Schutzbedürfniss entwickelt haben, das Anlass gab zum Verkriechen in Sand und Schlamm, woraus sich dann der Bau von Röhren hervorbildete. Oder es war Schutz gegen Brandung und Wellenschlag, der Küstbewohner an den Boden, an Algen, an Muscheln sich verankern liess. Für andere, Cirripedien z. B., konnte es als Planktonjäger vorteilhaft sein, sich an Walfische, Fische oder treibende Objekte festzuheften und damit ihr Jagdgebiet zu vergrössern. Allerdings gingen dieses Vorteils die auf unbeweglicher Unterlage festgewachsenen Cirripedien verlustig; und was trieb z. B. Flagellaten, Vorticellen, Crinoiden dazu, sich an den Boden zu heften?

Immer wieder fanden wir, dass die Vertreter des sessilen Benthos ihr Leben als planktonische Larven beginnen. Das gilt auch für die Mehrzahl des vagilen Benthos: man denke nur an die grossen Stämme der Echinodermen, der Crustaceen. Selbst die Vertreter des Necton, die aktiven Fische, haben z. T. planktonische Jugendstadien[1]). Damit springt die Bedeutung der Planktonorganismen, auch nach dieser Richtung hin, ins Auge.

Ihnen allen gemein sind Anpassungserscheinungen an die erste Anforderung, die an sie gestellt wird: dass sie sich im Wasser schwebend zu halten vermögen. In erster Linie erreichen sie dies durch Verminderung ihres spezifischen Gewichtes und Regulierung desselben je nach den Bedingungen. Dieser Vorteil für flottierende Organismen liegt auf der Hand, er ist auch von Bedeutung für schwimmende Tiere. Er wird erzielt zunächst durch Wasserreichtum des Gewebes (das spezifische Gewicht der lebenden Substanz ist im allgemeinen grösser als 1), namentlich der Stützsubstanz, die aufquellend den Charakter des glasartig hellen Gallertgewebes annimmt, wie es namentlich von Quallen bekannt ist. Deren feste Substanz beträgt, je nach dem Salzgehalt des umgebenden Wassers, rund 4—2 $^0/_0$; alles übrige ist Wasser, das spezifisch leichter sein kann als Meerwasser. Ähnlich verhält es sich bei den Heteropoden und Pteropoden, bei den pelagischen Tunicaten und den zahlreichen Einzelligen. Mechanisch identisch ist die flüssigkeitsreiche Gallerte, die — leichter als Wasser — zahlreiche Radiolarien umhüllt und bei koloniebildenden als Bindemittel und gleichzeitig als hydrostatischer Apparat fungiert.

Ähnlich wirkt Fett, das spezifisch leichter als Wasser ist und daher Walfische, Sirenia, Seehunde, bei denen es sich in den Bindegewebszellen der Lederhaut oder subcutan als Speckschicht anhäuft, schwimmfähiger macht. Vom Fett wird auch in der Oleocyste der Calycophoren Gebrauch gemacht. Es ist dies ein oft umfangreicher, gefärbter Fetttropfen in der Schwimmglocke und in den Deckstücken, der bei dieser Siphonophoren-Abteilung, welcher Gasblasen fehlen, die Kolonie tragen und in der senkrechten Stellung erhalten hilft.

[1]) Wir werden später sehen, dass alles dies kaum für die benthonischen Tiere des Süsswassers gilt, da mit dem Leben im Süsswasser Verkürzung der Larvenentwickelung sich verbindet.

Fette treten aber ganz zurück, wenn es sich nicht einfach um Verminderung, sondern auch um Änderung und Regulierung des spezifischen Gewichtes handelt. Es kann ja bei im Meere, namentlich im Küstenwasser treibenden Tieren geschehen, dass sie in Wasser geraten von verschiedenem Salzgehalt und anderer Temperatur. Namentlich für pelagische Fischeier ist jüngst wieder durch *Jacobsen* und *Johansen* (1908) experimentell nachgewiesen, dass diese dementsprechend ihr spezifisches Gewicht ändern. Letzteres ist nach der Eiablage nicht ein für allemal fixiert, sondern kann sich, selbst wenn der Embryo bereits fortgeschritten ist, ändern und namentlich zunehmen unter Einfluss eines erhöhten Salzgehaltes des Wassers, vor allem bei Zunahme der Temperatur. Wir dürfen annehmen, dass durch Diffusion ein Ausgleich eintritt zwischen dem Meerwasser und dem Zellsaft, was auch für die obengenannten wasserreichen Organismen gelten wird.

Solche Änderung des spezifischen Gewichtes, die das Tier schwerer oder leichter macht, befähigt namentlich die planktonischen Protozoen zum Auf- und Niedersteigen unter mechanischen und thermischen Reizen. Speziellere Einrichtungen hierfür sind die Vacuolen. Deren vom Protoplasma abgeschiedene Flüssigkeit ist leichter als Meerwasser, das Körperplasma dagegen schwerer. Da nun die Tiere, z. B. Noctiluca, es in der Hand haben, das Verhältnis beider so zu regeln, dass ihr spezifisches Gewicht dem des Wassers entspricht, oder aber grösser oder geringer wird als dieses, können sie flottieren, sinken oder steigen. Nach *Brandt* (1892) sinken manche Radiolarien durch Ausstossen der Vacuolenflüssigkeit auf mechanischen und thermischen Reiz hin, um bei Nachlass dieses Reizes durch Secretion neuer Vacuolenflüssigkeit wieder zu steigen. Bei anderen Radiolarien geschieht es durch Kompression der obengenannten Gallerte, die dadurch Flüssigkeit verliert, in Volumen abnimmt, was das Tier sinken lässt. In diesem Sinken und Steigen haben die Tiere ein Mittel aktiver Ortsbewegung, die sie befähigt, eine ihnen genehme Höhenlage im Wasser, auf die sie angepasst sind, einzunehmen und tägliche und jahreszeitliche vertikale Wanderungen auszuführen, die später zur Sprache kommen sollen (*Nathansohn*). Diese Wanderungen geschehen nur äusserst langsam. *Brandt* fand, dass die ziemlich grosse Myxosphaera coerulea höchstens 20 mm, Sphaerozoum neapolitanum nur 1,7 mm per Sekunde sinkt. Und wenn wir trotzdem diese Vertikalbewegungen aktive Ortsbewegungen nannten, so geschah dies, weil in vielen Fällen das Tier es in der Hand hat, dieselben auszuführen durch Änderung der Differenz zwischen seinem spezifischen Gewicht und dem des Wassers. Aber auch wir scheiden dies von der aktiven Bewegung im engeren Sinne, die in erster Linie durch Muskelkraft hervorgerufen wird.

Hydrostatische Einrichtungen anderer Art, welche ebenfalls die Stellung des Tieres im Wasser und sein spezifisches Gewicht regeln, beruhen auf Gasausscheidung. In einfachster Weise geschieht dies bei unseren Süsswasser-Rhizopoden Arcella und Difflugia durch eine oder mehrere Gas- wahrscheinlich Kohlensäureblasen, die ihr Protoplasma in kurzer Zeit produziert. Dieselben setzen das Gesamtgewicht des beschalten Körpers derart herab, dass er vom Boden zur Oberfläche steigt. In wenigen Minuten können die Blasen dann wieder resorbiert sein. Damit fällt dieser Schwimmapparat fort und das Tier sinkt wieder zu Boden. Bekannter ist die Gasblase, Luftkammer oder

Pneumatophore, die bei der Mehrzahl der Siphonophoren die senkrechte Stellung der Kolonie bedingt und deren Schwebefähigkeit erhöht. Sie ist mit einem vom Tiere abgeschiedenen Gasgemisch gefüllt, das zu 85—90 % aus Stickstoff besteht. Durck Kontraktion der Muskulatur wird der Gasbehälter verengert, das spezifische Gewicht dadurch erhöht, infolgedessen die Kolonie sinkt, um bei Nachlass der Kontraktion wieder zu steigen. Andere Arten erreichen dies durch Austretenlassen von Gas durch eine Öffnung und Neuproduktion desselben. Für Eigenbewegung der Kolonie, namentlich in seitlicher Richtung, sorgen dann die Schwimmglocken durch ihre Kontraktion. Letztere fehlen Physalia, deren grosser Gasbehälter ballonartig über der Meeresfläche emporragt und vom Winde gefasst, die Kolonie willenlos forttreibt. Bei Velella ist der gekammerte Behälter zu einem schräg stehenden Segel umgebildet, womit die Kolonie „bei dem Winde“ segelt; er hat eine Reihe Löcher, welche der von der Sonnenwärme ausgedehnten Luft den Austritt gestatten. Einen ganz unabhängig entstandenen Luftbehälter erwarb sich die Actinie Minyas, indem sich der freie Rand ihrer Fussscheibe derartig einbog, dass eine Höhle entsteht, die durch eine winzige Öffnung mit der Aussenwelt kommuniziert. Ihre Wände scheiden eine chitinöse Substanz ab, die eine spongiöse, lufthaltige Masse bildet, wodurch die Actinie befähigt wird, mit den Tentakeltn abwärts, im Meere zu flottieren.

Auch in der Schwimmblase haben wir bei der Mehrzahl der Fische einen hydrostatischen Apparat zu sehen. Ein langer Fisch hat daher eine lange Schwimmblase; hat nun ein solcher eine kleine Leibeshöhle, so muss die Schwimmblase, will sie ihrer Funktion Genüge leisten, sich ausserhalb derselben nach hinten ausdehnen, nötigenfalls in den Hämalkanal oder asymmetrisch längs einer Seite der Schwanzwirbelsäule oder in Gestalt zweier Hörner zwischen die Schwanzmuskeln (*de Beaufort*). Bei Fischen, die sich durch Änderung der Tiefe grossen Druckverschiedenheiten aussetzen, erfährt sie weitere Komplikation: z. B. durch dicke, elastische Wände, durch postanale Ausmündung, wie bei Heringartigen, wodurch die in die Blase abgeschiedenen Gase bei Überschuss austreten können. Die Schwimmblase unterliegt, als Gasbehälter mit elastischen Wänden, den bekannten physikalischen Gesetzen des Überdruckes und der Druckverminderung mit damit verbundener Volumvergrösserung, entsprechend dem Drucke der auf dem Fische lastenden Wassersäule. Will daher der Fisch sich nicht fühlbarer Beeinträchtigung seiner Lebensverrichtungen aussetzen, so muss er sich in bestimmter Tiefenlage aufhalten, der sein Organismus angepasst ist. Er wird sich innerhalb dieses Gebietes vertikal bewegen können, so lange die Druckänderung der Schwimmblase keine merkbare physiologische Störung hervorruft. Die Mächtigkeit dieses Gebietes regelt sich also durch die Blase und ist für verschiedene Arten sehr verschieden. Man sagt dann, dass ihre bathymetrische Energie verschieden sei. Die Verbindung der Schwimmblase mit dem Gehörorgan ist eine Einrichtung bei zahlreichen Malacopterygii, die neben anderen Funktionen vielleicht auch die hat, Druckverschiedenheiten der Schwimmblase zum Bewustsein des Fisches zu bringen.

Als hydrostatisches Äquivalent der Schwimmblase hat bei Tetrodontidae die ventrale sackförmige Ausstülpung des Pharynx zu gelten, die mit ver-

schluckter atmosphärischer Luft gefüllt, das Abdomen ballonartig auftreibt, woher man sie Kugelfische nennt. Sie treiben hierdurch auf dem Wasser, während gleichzeitig die zahlreichen Stacheln durch Ausdehnung der Haut nach aussen starren. Dieses Verteidigungsmittel ist vielleicht die eigentliche Absicht des Aufblasens. Noch sei an die pelagische Schnecke Janthina erinnert, die nacheinander Luftblasen in erhärtenden Schleim einschliesst und diese zu einem „Floss" aneinander reiht, das, am Fusse angeheftet, als Schwimmapparat funktioniert. Auch unter Süsswassertieren spielt die Luft eine Rolle als Transportmittel. So produzieren einige Arten der Moostierchen (Bryozoen) sich ablösende Knospen: die Statoblasten, deren linsenförmige Chitinkapsel von einem Ring lufthaltiger, kleinster Kammern umgeben ist. Dieser Schwimmring befähigt solche Dauerkeime zum Schwimmen und macht sie transportfähig. Ähnlich verhalten sich bei manchen Süsswasserschwämmen die in eine Chitinkapsel eingeschlossenen Dauerknospen (Gemmulae), die von einer Luftkammerschicht umgeben sind (s. Figur 21). Auf S. 332 kamen ferner die Ephemeridenlarven zur Sprache, die durch Luft vom Boden emporsteigen. Bekannt ist auch das mit einem sog. Mast versehene umfangreiche Eigehäuse des grossen Wasserkäfers (Hydrophilus), das auf einem Blatt befestigt auf dem Wasser treibt.

Beeinflussung des spezifischen Gewichtes durch Wasserreichtum oder Fettgehalt des Gewebes oder durch besondere hydrostatische Einrichtungen fanden wir vorteilhaft für planktonische aber auch für nektonische Organismen. Weiterhin scheiden sich aber beider Wege. Die nektonischen Organismen haben für ihre ausgiebige aktive Ortsveränderung den grössten Vorteil vom bilateral symmetrischen Bau; unter ihnen ist kein radiär symmetrisches Tier. Solche finden wir bei den trägen, wo nicht sessilen, jedenfalls an den Boden gebundenen Echinodermen und bei den sessilen oder planktonischen Coelenteraten.

Anders verhalten sich die planktonischen Organismen (vgl. S. 176). Erhöhung der Schwebefähigkeit auch durch die Körperform, insofern hierdurch Erhöhung des Formwiderstandes erzielt wird, ist für sie von wesentlicher Bedeutung. Bereits auf S. 358 erkannten wir, dass dies erreicht wird durch einen sphärischen und scheibenförmigen Körper, der bei geringer Masse durch grosse Oberfläche einen bedeutenden Reibungswiderstand im Wasser erfährt. Hierfür sind sphärische Protozoen und scheibenförmige Quallen Beispiele; und aus dem Kreis der Bilateralia — gleichzeitig Vorbilder höchster Anpassung an das Treiben auf der Meeresfläche — der Isopode Sapphirina und die als Phyllosoma bekannten Dekapodenlarven, die papierdünn abgeplattet sind. Desgleichen erhöhen Pelagonemertes, die pelagischen Turbellarien und die Tomopteriden unter den Anneliden ihre Widerstandsfläche durch flächenhafte Ausbreitung. Auch der riesige Mondfisch (Orthagoriscus) treibt, dank seiner Scheibenform, auf einer Seite, indem er wohl durch Flossenbewegung das geringe Übergewicht seiner wasserreichen Gewebe kompensiert.

Oberflächenvergrösserung kann dann erzielt werden durch Körperfortsätze wie bei Echinodermenlarven. Als solche fungieren auch die obligatorischen Gliedmassen, namentlich wenn sie verbreitert oder mit Borsten und Fiederhaaren besetzt sind; Schwebefortsätze sind ferner die vorragenden Stacheln der Radiolarien, die Haare bei Crustaceen (Fig. 5), die Borsten bei Borstenwürmern u. dgl. m. Eins der merkwürdigsten Beispiele flächenhafter Ausbreitung zum Zwecke

des Schwebens bietet Pelagothuria, ein pelagischer Vertreter der im übrigen durchaus an den Boden gebundenen Holothurien, der eine grosse Schwimmscheibe erwarb durch Ausbildung einer zarten Schwimmhaut zwischen den zwölf äusseren Tentakeln. Endlich erweisen sich auch die horizontalen, durch Strahlen gestützten Flossen der Pfeilwürmer (Chaetognathen) als Balancierapparate.

Wir wenden uns jetzt der **aktiven Ortsveränderung** zu.

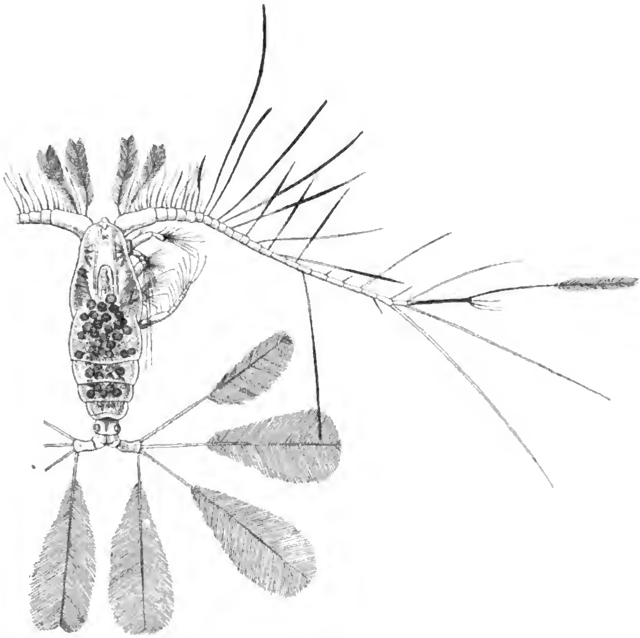


Fig. 5.

Calocalanus pavo ♀, ein planktonischer Copepode; nur rechts ausgezeichnet (nach *Giesbrecht*).

Die Bewegung, als Eigenschaft der lebenden Substanz, ist in ihren verschiedenen Modi Aufgabe der Physiologie. Von uns kann hier nur flüchtig das Äusserliche derselben angedeutet werden: also die Verschiebung von Teilen des Körpers gegeneinander und ihre Lageveränderung gegenüber dem Medium (Wasser, Luft oder feste Körper), wodurch Gestaltsveränderung, auch bei festsitzenden Tieren, oder Ortsveränderung des Tierkörpers als Ganzes hervorgerufen wird, oder beides gleichzeitig.

Die primitivste Art der Bewegung, beruhend auf der Grundeigenschaft des Protoplasmas, auf seiner Kontraktilität, ist die durch letztere erzielte Änderung der Körperform, wie sie oben wiederholt als locomotorisches Agens vieler Protozoen zur Sprache kam. Bei allen übrigen Tieren geschieht aber die Änderung der Körperform durch das Muskelgewebe. Hierdurch kommt die Pumpbewegung der mehr oder weniger tiefen Glocke der Medusen zustande. Durch Muskelkontraktion wird deren Höhle verengert, dadurch das Wasser ausgetrieben, während der hierdurch erzielte Rückstoss das Tier vorwärts treibt; passiv wird darauf durch Elastizität des Gallertgewebes der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt. Auf Rückstoss beruht auch die Bewegung der Tintenfische, indem durch abwechselnde Ausdehnung und Verengerung der Mantelhöhle Wasser durch die Mantelspalte aufgenommen und darauf in kräftigem Strahl durch den Trichter ausgestossen wird, der das Tier in entgegengesetztem Sinne vorwärts treibt.

Es wäre dann zu nennen die Schwimmbewegung durch einen Ruderschwanz, wie bei Tunicatenlarven, Fischen, Amphibien und einzelnen Säugern [1]. Diese Schwimmethode beruht in Hauptsache auf Beugung und Streckung des hinteren Körperendes, die kompensatorisch abwechselnd von rechts nach links und umgekehrt geschehen muss, soll die Bewegungsrichtung einer horizontalen Wellenlinie möglichst einen geradlinigen Endeffekt erzielen. Hierbei stellt die ganze Bewegung des Schwanzes von einer Extremlage zur anderen einen einzigen wirksamen Schlag dar (*Strasser* 1882) Ist das spezifische Übergewicht gross, so gesellt sich stets dazu eine vertikale Wellenbewegung, da zur Kompensierung des Übergewichtes eine Auftriebsbewegung ausgeführt wird. Hierbei tritt dann die Bedeutung hydrostatischer Apparate (Schwimmblase, Lunge) zutage. Anders wirkt der sog. Ruderschwanz bei Krebsen mit langem Abdomen, da er mit Kraft eingeschlagen wird, wobei er als endständiger Flächenhebel horizontal zur Bewegungsrichtung liegt, also entgegengesetzt zu dem vertikal orientierten der Fische z. B. Die zurückgelegte Bahn resultiert aus dem Übergewicht, das überwunden werden muss und aus dem horizontalen Schwimmstoss.

Übrigens wird bei einzelnen Fischen, die es eine Zeitlang auf dem Lande aushalten können (Periophthalmus), der Schwanz auch zu hüpfenden Bewegungen benutzt. Als Greifschwanz dient er bei Baumbewohnern unter den Reptilien (Chamaeleon) und bei zahlreichen Säugern zur Unterstützung der Kletterbewegung.

Im Gegensatz zur Bewegung durch dieses endständige Bewegungsorgan beteiligt sich bei schlängelnder Bewegung der ganze Körper am Bewegungsakt Wir kennen diese Bewegungsart von aalförmigen Fischen, von Schlangen, schlangenähnlichen Amphibien und Eidechsen, sowohl land- wie wasserbewohnenden. Meist haben hierbei die Biegungen in der Horizontalebene statt. Daneben können sie aber auch, z. B. bei Schlangen, in vertikaler Richtung geschehen. Bei manchen kann die Ortsveränderung auch noch rückwärts stattfinden

[1]) Bei den Walen ist die Schwanzflosse nicht vertikal, aber auch nicht rein horizontal gestellt, sondern mehr nach Art von Schraubenflügeln. Sie führt schräge Bewegungen aus, die den Körper vorwärts treiben unter gleichzeitiger Drehung nach links (*Kükenthal* 1908).

wenn die Länge der Wellenbewegungen nach hinten zunimmt. Die Locomotion durch Schlängelung, die übrigens nach *Strasser* (1882) auch der eben besprochenen durch einen Ruderschwanz zugrunde liegen soll, kommt nach ihm zustande durch ein Fortschreiten der wellenförmigen Körperbiegungen, wobei sich sämtliche Teile des Körpers in Schlangenlinien bewegen. Hierbei hat Veränderung der Konfiguration und der Lage des Körpers und Verschiebung im Raume statt; im Wasser, indem der benötigte locomotorische Widerstand dadurch erzeugt wird, dass die Wellenlänge des durchschlängelten und dadurch in wellige Bewegung gebrachten Wassers kürzer ist als die vom Körper selbst dargestellten Wellenlinien [1]).

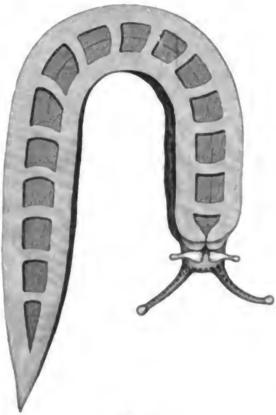


Fig. 6.
Limax maximus, am Glase kriechend, von unten, Die dunkleren Partien sind augenblicklich weniger fest angedrückt (n. *Simroth*).

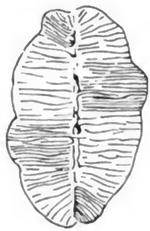


Fig. 7.
Durch eine Medianfurche in 2 Hälften geteilte Sohlenfläche vom Trochus in Locomotion. Die abwechselnden Contractionswellen, denen eine Ausladung des seitlichen Umrisses der Sohle entspricht, sind dunkel gehalten. (Nach *Robert*.)

Demselben Bewegungsmodus begegnen wir bei der schlängelnden und kriechenden Ortsbewegung der Wirbellosen ohne starres Hautskelett. Ausgangspunkt ist der unter der Hautdecke gelegene Hautmuskelschlauch. Nur ausnahmsweise setzt er sich ausschliesslich aus Längsfasern zusammen, wie bei Rund- und Pfeilwürmern; trotzdem führen letztere durch Verkürzung und Streckung pfeilschnelle Bewegungen aus. Meist aber besteht er aus Längs-, Quer- und häufig auch schräg verlaufenden Muskelfasern. Er stellt damit die ursprüngliche Anordnung der Muskulatur dar, die erst bei weiterer Differenzierung des Körpers Änderung erleidet. Kontraktion

[1]) Für weiteres sei auf die Schriften von *Pettigrew*, *Marey*, *Strasser*, *W. Ostwald* u. a verwiesen.

dieser antagonistisch wirkenden Fasern muss je nachdem Verkürzung, Verlängerung oder Beugung des mehr oder weniger schlauchförmigen Körpers hervorrufen, wie sie uns typisch bekannt ist von der peristaltischen Bewegung der Würmer. Wird sie zu einer ausgesprochen kriechenden und gleitenden, so wird die Bauchseite zu einer Kriechfläche, die sich der Unterlage eng anzuschmiegen vermag, jedenfalls eine Zunahme der Muskulatur erfährt und auch in der Deckschicht und in den Drüsen der Haut Anpassungen aufweist. Beschränken sich diese Modifikationen auf einen Teil der Kriechflächen wie bei Landplanarien, so spricht man von einer Kriechleiste; von einer Kriechsohle dagegen bei Schnecken, da deren ganzer Fuss bei der gleitenden Bewegung beteiligt ist (Fig. 6). Letztere kommt zunächst dadurch zustande, dass die Kontraktionswellen der Längsmuskelfasern des Fusses, unterstützt durch dessen Blutschwellung, Querwellen auf der Kriechfläche erzeugen, die von hinten nach vorn in der Richtung der Locomotion über dieselbe wegziehen und nach *Simroth* Hauptdruckpunkte für die Reibung sind. Während diese Querwellen bei unseren Wasserschnecken, Basommatophoren und den meisten Vorderkiemern diffus sind, ordnen sie sich bei den Stylommatophoren zu bestimmten Querbändern, die über die Sohle wegziehen und denen die Druckpunkte auf der Unterlage entsprechen. Diese Wellen überziehen entweder ungeteilt (monotaxisch) die Sohle, oder sie sind durch eine Medianlinie oder Furche in zwei Hälften geteilt (ditaxisch Fig. 7), bei Cyclostoma gar in zwei unabhängige Sohlhälften, die abwechselnd an die Unterlage sich andrücken und dann wieder von ihr sich loslösen. Indem nun eine Sohlhälfte vor die andere gesetzt wird, wird gewissermassen ein Schreiten verursacht[1]).

Der Mechanismus der gleitenden Fortbewegung fordert eine möglichst gleiche Unterlage; sie wird erzeugt durch Absonderung von Schleim aus Hautdrüsen, die bei Landplanarien und Schnecken als Schleimspur wahrnehmbar ist. Die Kriechfläche berührt also nicht die Unterlage, sondern den dieselbe überziehenden Schleim, der durch Klebekraft oder Capillarattraktion dazu beitragen mag, die Tiere zu befähigen an glatten Flächen emporzukriechen. Ein Schleimfaden befähigt jedenfalls die Landplanarien *v. Graff* (1899) sich durch die Luft herabzulassen oder durch ihn, mit dem Ufer verbunden, auf den Wasserspiegel hinauszukriechen (*H. Lehnert*).

Die Fähigkeiten der Kriechsohle der Schnecken sind noch weit mannigfaltigere, wie namentlich *Simroth* darlegte. Sie können sich damit in der Brandung oder an senkrechten Flächen ansaugen. Für Patella hat man die Adhäsionskraft auf ein Gewicht von 15 kg berechnet. Sie können ferner mit der Sohle am Wasserspiegel hängen und gleiten, die Sohle nach oben gekehrt, gewissermassen am treibenden Schleime hängend. Wieder andere bilden einen Schleimfaden, an dem sie sich unter Wasser oder in der Luft herablassen. Andererseits kann der Vorderteil des Fusses zum Graben im Schlamm geeignet werden, und zwar durch zeitweilige Schwellung infolge von Wasseraufnahme. Überhaupt kann blutführendes Schwellgewebe im allgemeinen die locomotorische Funktion der Sohle erhöhen.

Bei Landplanarien und Schnecken wirkt der Schleim wohl nur nebenher als

[1]) Die oben angedeutete Locomotion durch eine Kriechsohle birgt noch viele Probleme, mit denen sich *Biedermann*, *Vlès*, *Robert* u. a. beschäftigten.

Klebestoff. Diese Wirkung tritt in den Vordergrund bei Süsswasserpolypen, die z. B. auf glatter Wasserpflanze mit dem Hinterende angeheftet sind. Sie schreiten gewissermassen fort, indem sie nach Art einer Spannerraupe sich beugen, mit den Enden der langausgestreckten Arme sich festkleben, darauf das Hinterende lösen und dasselbe ebenfalls mit dem Secret schleimproduzierender Ectodermzellen neben die Arme festkleben und letztere darauf wieder lösen. Auch die Actinien kleben ihre Fussscheibe mittelst eines kleberigen Secretes fest. Will das Tier den Ort wechseln, so kann die Adhäsion eine solche sein, dass bei der Kontraktion Stücke der Scheibe abreissen. Von Gregarinen ist bekannt, dass sie ausser einer Locomotion durch Gestaltsveränderung auch bewegungslos eine gleitende Bewegung ausführen. Erzielt diese bei Clepsidrina 1 mm in 3 Minuten, so nennt *Schewiakoff* sie lebhaft. Sie kommt nach ihm dadurch zustande, dass das Tier Schleimfäden abscheidet, die, sich mit der Unterlage verklebend, allmählich erstarren und sich vom Tiere aus verlängernd, dasselbe passiv vor sich herschieben.

Alle diese Tiere vermögen sich durch ihr Secret auch an glatten, senkrechten Flächen anzuheften oder an denselben zu kriechen. Auf Adhäsion oder Capillarattraktion eines Secretes, das Hafthaaren und Haftlappen der Tarsalglieder entströmt, oder auf beides gleichzeitig, beruht auch die Fähigkeit vieler Insecten, selbst an senkrechten Glaswänden umherzulaufen (*Dewitz*). Das gilt auch für den Laubfrosch, dessen Haftballen an den Zehenspitzen man fälschlich für Saugscheiben hielt. Sein Anheften nach dem Sprung geschieht vielmehr durch reichliches Secret aus schlauchförmigen Zehendrüsen. Diese entsprechen den Schleimdrüsen der Haut der Amphibien im allgemeinen, deren Secret dieselben feucht erhält und befähigt, sich z. B. an senkrechten Felswänden anzukleben.

Vorgehende Betrachtungen haben uns nebenher mit einigen der wenigen Erzeugnisse bekannt gemacht, welche die Tiere verfertigen und zu eigenem Arbeitsvermögen verwerten. In diese Kategorie würde noch gehören der Spinnfaden, an dem sich die Spinne aufhängt, den sie zum Netze verwendet oder zum lockeren Gespinst (Altweibersommer), mit dem sie im Herbst durch die Luft fliegt zum geeigneten Winterquartier. Auch gehört hierher der Spinnfaden der sich verpuppenden Raupe, der die Puppe in ihrer Lage erhält; desgleichen der Byssus der Muscheln. Hinsichtlich des letzteren sei daran erinnert, dass der Fuss der Muscheln in seiner ursprünglichen Form gleichfalls eine Kriechsohle hatte. Er nimmt aber meist eine Beilform an, die ihn durch Schwellung und Muskelkontraktion geeignet macht zum Eindringen in Schlamm. Auch kann er bei sesshaften Muscheln ganz verloren gehen. Meist aber enthält er eine Byssushöhle, in deren Wand Byssusdrüsen ein Secret abscheiden, das vermittelst des beweglichen Fusses an die Unterlage angeklebt als Byssusfaden ausgezogen und hornartig hart wird. Verschiedene Muscheln können sich damit festlegen, bei Pinna mit glänzenden Fäden von solcher Länge, dass man daraus Gewebe anfertigen kann. Andere Muscheln (Modiola, Lima usw.) spinnen aus dem Byssus eine Art Nest; wieder andere machen von der Fähigkeit, den alten Byssusfaden zu lösen und gleichzeitig mit dem beweglichen „Spinnfuss“ an benachbarter Stelle einen neuen anzukleben, Gebrauch, um sich, wenn auch langsam, fortzubewegen (Miessmuschel). Endlich kann der Byssusapparat beim erwachsenen

Tier fehlen (Unioniden), während der Jugendzustand denselben noch besitzt und benutzt.

Meist geschieht die Ortsbewegung durch locomotorische Apparate in Gestalt von Anhängen und Fortsätzen des Körpers sehr verschiedener Art. An Stelle einer ausführlichen Analyse derselben, auch ihrer Funktion nach, müssen wir uns hier mit einigen Andeutungen begnügen. In ihrer einfachsten Form sind sie zeitlicher Art und als formveränderliche Pseudopodien, namentlich von Rhizopoden bekannt. Sie bewerkstelligen die amöboide Bewegung sowohl unter Wasser als auch in oder auf feuchter Erde, indem bald lappige, bald fadenförmige Protoplasmafortsätze an einer Stelle ausgesandt, an einer anderen wieder in den Körper aufgenommen werden.

Eine höhere Stufe der Organisation bezeichnet das Auftreten von bleibenden locomotorischen Apparaten. In einfachster Form werden sie bereits bei niedersten Tieren angetroffen. Es sind dies zunächst die, hauptsächlich auf Flagellaten beschränkten Geisseln (Flagellen): zarte Protoplasmafortsätze, die in geringer Zahl, meist in der Ein- oder Zweizahl, an einem Ende des Körpers auftreten, ihn meist an Länge übertreffen und denselben durch die Bewegung einer Schraube in entgegengesetzter Drehung fortbewegen (*Delage & Hérouard*). Weit allgemeiner treten die Flimmer- oder Wimperhaare (Cilien) auf. Sie fehlen überhaupt nur den Arthropoden und den Wurmfamilien der Nemathelminthen, Chaetognathen und Acanthocephalen. Unter allen übrigen Tieren treten sie aber als ortsverändernde Werkzeuge nur bei zahlreichen Larven der Schwämme Coelenteraten, Echinodermen und Würmer auf und ferner, während des ganzen Lebens, bei Strudelwürmern und den Infusorien, von denen letztere eben nach dem Besitz von Cilien Ciliaten heissen. Es sind haarförmige Fortsätze des Ectoplasmas, die kürzer als die Flagellen, aber zahlreicher als diese, häufig als dichtes Wimperkleid in Reihen den Körper bedecken. Ihr Niederbeugen und Sichwiederaufrichten geschieht in einer Längsreihe kontinuierlich, in einer Querreihe synchron. Dass die Flimmerbewegung hauptsächlich nur für die Ortsveränderung im Wasser geeignet ist, zeigten uns oben die Landplanarien, die sich trotz eines Wimperkleides durch die Kontraktionswelle einer Kriechsohle nach Art der Schnecken fortbewegen. Doch tritt unter letzteren das Geschlecht Coecum auf, das sich nach *Plate* (1890) mittelst Cilien auf der schmalen Fusssohle fortbewegt. Schliesslich sei noch an die Ruderbewegung der zu Ruderplättchen verklebten Cilien, der Ctenophoren erinnert.

Einen Schritt weiter finden wir, dass für die Ortsveränderung Gebrauch gemacht wird von den verschiedensten bewegbaren Anhängen, die häufig ursprünglich ganz andere Obliegenheiten hatten und die den Namen Gliedmassen nicht verdienen, da sie weder gegliedert noch auch mit dem Körper gelenkig verbunden sind.

Nur einzelne Beispiele seien genannt. Oben geschah bereits (S. 380) der Bewegung der Medusen Erwähnung, die auf Kontraktion von Muskelfasern und dadurch bedingter Veränderung der Glocke beruht. Erfolgreicher geschieht dies bei Hydromedusen durch gleichzeitige Spannung des Velum zu einem Diaphragma, während es in Ruhe schlaff herabhängt. Unter den Würmern sind die polychaeten Gliederwürmer ausgezeichnet durch Borstenbündel tragende Hautanhänge der Segmente, die Fussstummel (Parapodien) genannt werden, da sie die bereits

früher hervorgehobene schlängelnde und kriechende Bewegung derselben unterstützen. Auch kam oben bereits der Fuss der Mollusken als Kriechfuss und Byssusspinner zur Sprache. Bei den meerbewohnenden Flügelschnecken (Pteropoden) verbreitert er sich jederseits zu einer auf- und niederschlagenden Ruderflosse; bei den Heteropoden bildet er eine senkrechte, mediane Flosse, deren undulierende Bewegung die schlängelnde des schwimmenden Körpers unterstützt. Als Fortsätze des Fusses gelten auch die Arme der Tintenfische, die bei der Mehrzahl regenschirmartig sich öffnen und schliessen und dadurch beim Schwimmen (S. 380) mithelfen. Tentakelartige Organe werden auch anderwärts, neben anderer Funktion, ebenfalls zum Schwimmen benutzt. So traf ich an der Küste der Bandasee eine Actinie, die durch Auf- und Niederschlagen ihrer Tentakel senkrecht schwamm. Ähnlich führen die Comatulinen mit ihren Armen Ruderbewegungen aus und noch auffälliger bewerkstelligen diese manche Muscheln (Pecten) durch abwechselndes Öffnen und Schliessen der Schalen unter Ausstossen von Wasser aus der Mantelhöhle.

Vorstehendes zeigt zur Genüge, dass „Bewegungsorgan“ ein physiologischer, kein morphologischer Begriff ist und dass die Tiere, je nach Medium und Bau, sich aller Hilfsmittel zur Ortsveränderung bedienen. Am ausgiebigsten geschieht sie aber durch die höchste Stufe ortsbewegender Werkzeuge, durch die G l i e d m a s s e n. Es sind dies gegliederte Anhänge des Körpers, mit ihm gelenkig verbunden, die durch ein Aussen- oder ein Innenskelet die für ihre Funktion nötige Starrheit erhalten. Ihre Aufgabe ist, ihr freies Ende in Beugung gegen einen Punkt der Aussenwelt anzustemmen und durch darauf erfolgende Streckung den eigenen Körper eine Strecke weit vorwärts zu s c h i e b e n, oder ihn durch die gestreckte Extremität, unter nachfolgender Beugung derselben, vorwärts zu z i e h e n. Beides ist nur möglich, wenn auch der Körper eine gewisse Starrheit besitzt, damit der Anstoss, der von der Extremität ausgeht, von ihm als Ganzes aufgenommen werden kann. Dies wird bei Gliedertieren durch einen Chitinpanzer erreicht, mit dem sich die gleichfalls chitinös umscheideten Extremitäten gelenkig verbinden. Es handelt sich also um eine gelenkige Verbindung von auswendig gelegenen Gerüstteilen, während die zugehörige Muskulatur innerhalb der Gliedverbindung liegt. Man nennt sie daher auch „A u s s e n k n ö c h l e r“. Auch die Gelenkung der Insectenflügel sowie die mancher Flossenstacheln von Fischen wäre hierher zu zählen, obwohl es nicht eigentlich Gliedmassen sind. Die Wirbeltiere sind dagegen „I n n e n k n ö c h l e r“, da ihr Körper die benötigte Widerstandsfähigkeit durch ein Innenskelet erhält, mit dem sich das gleichfalls inwendige Skelet der Gliedmassen gelenkig verbindet. Ihre weit zahlreicheren Gliedmassen-Muskeln liegen der Gliedverbindung von aussen auf.

Der bewegende Anstoss, der von der Extremität ausgeht, äussert sich als Z u g w i r k u n g wenn er vor, als S t o s s w i r k u n g wenn er hinter dem Schwerpunkt des Körpers übernommen wird. Danach ist also die Tätigkeit der vorderen und hinteren Extremitäten der Wirbeltiere, sowie die der zahlreichereren Extremitäten der Gliedertiere, je nach ihrer Lage, eine verschiedene. Dementsprechend wird auch die Art der Ortsveränderung eine verschiedene sein, je nachdem z. B. bei Wirbeltieren nur die vorderen oder nur die hinteren Extremitäten in Tätigkeit sind oder aber alle vier gleichzeitig. Beispiele für diese 3 Modi, die aber nur selten ganz rein auftreten, sind unter Säugetieren für

den erste Modus die Schlankaffen, die sich mit ihren langen Armen von Baum zu Baum schwingen; für den zweiten Modus der Mensch, den sein aufrechter Gang als Bipeden charakterisiert. Unter diesen Gesichtspunkt fällt auch die hüpfende Bewegung der Springmäuse, der Macroscelididae, der Kängurus u. a., ebenso wie im allgemeinen der Sprung, der auf Tätigkeit der hinteren Extremitäten beruht. Den gleichzeitigen Gebrauch aller 4 Gliedmassen, den dritten Modus also, demonstriert das grasende Känguru, das sich auf die kurzen vorderen Extremitäten stützt, während die hinteren den Sprung besorgen. Übrigens sind bei Vierfüssigen meist alle vier Extremitäten tätig, gewöhnlich so, dass die beiden gleichzeitig getreckten verschiedener Körperseite angehören, wie selbst der Mensch

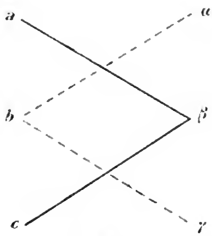


Fig. 8.

Schema der Bewegung der Insecten, wobei die 3 Fusspaare 2 Schritte tun, indem je 3 und 3 Füsse, die durch gleiche Linien verbunden sind, abwechseln. (Nach *J. Müller*).

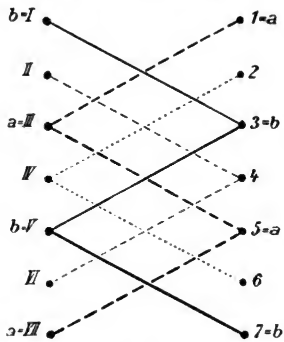


Fig. 9.

Vierteiliger Schritt der Asseln. Von den 7 Fusspaaren tritt eine Fusspartie auf zum 1. Schritt, während die übrigen in Streckung oder in Vorbereitung zum nächsten Schritt sind. Mit dem 1. Schritt treten 1, III, 5, VII auf, mit dem 2. Schritt 2, IV, 6, mit dem 3. I, 3, V, 7, mit dem 4. II, 4, VI. Die gleichzeitig funktionierenden sind durch gleiche Linien verbunden. (Nach *J. Müller*.)

noch im wechselweisen Schwingen seiner Arme beim Gehen zeigt. Es wechseln also in der Bewegung regelmässig ein Vorder- und ein Hinterbein; im Schritt demnach linkes Vorderbein, rechtes Hinterbein, rechtes Vorderbein, linkes Hinterbein. Hierbei stossen die Hinterbeine, sich streckend, den Rumpf ab, während die nach vorn bewegten Vorderbeine den gewissermassen fallenden Rumpf unterstützen. Nur beim seltenen Passgang, wie die Giraffe, die Kamele, manche Pferde und zuweilen der Hund ihn zeigen, gehören die gleichsinnig bewegten Beine derselben Seite an.

Im Trab wird der Körper fortbewegt durch das gleichzeitige Abstossen eines ungleichseitigen Hinter- und Vorderbeines, während das diagonale andere Fusspaar in momentaner Vertikalstellung stützt. Beim Galopp wird eine Sprung-

bewegung ausgeführt; er ist je nach der Stellung der Hinterbeine ein rechts- oder linksseitiger, das Tier also schief gestellt, was ja auch dem schrägen Lauf des Hundes zugrunde liegt.

Zahlreiche mechanische Probleme, abhängig vom Bau der Extremitäten, von der Gestaltung ihrer Gelenke, von ihrer Muskulatur, vom Körpergewicht, eröffnen sich der weiteren Betrachtung dieser Materie, die Aufgabe der Kinematik und anderer Wissenszweige ist. Das gilt auch für die Funktion der weniger durchgearbeiteten Gliedmassen der Gliedertiere. Ihre Bewegungsweise beschäftigte bereits den Scharfsinn von *Johannes Müller*. Er wies in einer vergessenen Arbeit (1822) nach, dass die 6 Füsse der Insecten 2 Schritte tun, wobei 3 und 3 Füsse abwechseln wie im Schema Fig. 8. Bei der 14 füssigen Assel ist die zweiteilige Bewegung in eine vierteilige verwandelt, d. h. ehe alle Glieder aufgetreten sind, sind 4 Schritte getan (Fig. 9). Vom Flusskrebs wissen wir, dass er beim Vorwärtsschreiten im Wasser die Scherenfüsse schwebend trägt, stets ruht er auf 6 von seinen 8 Gehfüssen; die 3 ersten Gehfusspaare werden alle nach vorn gerichtet und üben Zugkraft aus, das 4. Gehfusspaar ist nach hinten gerichtet und wirkt als Schieber. Die Reihenfolge der Tätigkeit der einzelnen Füsse ist so, dass mit dem 1. Gehfuss der rechten Seite gleichzeitig der 3. der linken in Funktion tritt, in gleicher Weise der 3. mit dem 1., der 2. mit dem 4. und der 4. mit dem 2. Gehfuss, wobei zu beachten ist, dass die Reihenfolge einer Seite folgende ist: 1., 3., 2., 4. Gehfuss. Wir verdanken *J. List* diese Studien über den Gebrauch der Gliedmassen; ihre Bewegungsmittel stellte *V. Graber* (1877, 1886) lichtvoll dar; den Bau der Gelenke selbst und ihre Kinematik *Reuleaux* (1900).

Achten wir auf das Medium, in welchem die Ortsveränderung stattfinden muss, so sehen wir, dass mit dem Leben auf dem Lande sich besondere Bewegungsweisen verbinden. Die Laufbewegung wird ebensogut ausgeführt von vielfüssigen Gliedertieren wie von zweibeinigen Vögeln; wesentlich verschieden ist aber die Schnelligkeit, mit der sie ausgeführt wird. Um nur ein Beispiel zu nennen, so legt ein Pferd im Mittel im Schritt 1—2, im Trab ca. 4, im Galopp 10 m in der Sekunde zurück. Der gewöhnlichen Schnelligkeit des Pferdes entspricht die des Elefanten.

Die Sprungbewegung, wobei beide Hinterextremitäten durch gleichzeitige Streckung dem Körper einen bedeutenden Antrieb geben, wird vom hüpfenden Vogel geübt. Ausgiebiger noch von Tieren mit grossen, kräftigen Springbeinen wie die Frösche und namentlich die in Ebenen wohnenden Säuger (Springmäuse, Kängurus, Macroscelides). Bauchkriecher dagegen sind viele Amphibien und Reptilien, die Kriechtiere heissen trotz ihrer Extremitäten. Dieselben sind aber so niedrig, dass sie den Körper kaum tragen. Werden sie rudimentär oder schwinden sie gar, so resultiert die schlängelnde Bewegung wie bei Schlangen, die so ausgiebig und windungsreich werden kann, dass damit Bäume erklettert werden können.

Im übrigen wird das Klettern an Felsen und auf Bäumen in verschiedener Weise bewerkstelligt. Am einfachsten durch Krallen an den Fussgliedern; komplizierter schon durch Ausbildung von Greifhand und Greiffuss. In diesen kann ein Finger oder eine Zehe oder eine Gruppe derselben den

übrigen entgegengestellt werden, wodurch ein Klammerorgan gebildet wird, wie bei arborikolen Säugern, beim Chamaeleon u. a.

Kletterfähigkeit durch Klebstoffe und Capillarattraktion von flüssigen Secreten wurde schon genannt (S. 382). Bei anderen Tieren beruht sie auf Luftdruck, womit sich allerdings häufig Adhäsion durch eine Flüssigkeit verbindet. Bereits *Mohnike* (1879) wies nach, dass manche Säuger (einzelne Affen, Halbaffen, Klippschliefer) an senkrechten Flächen klettern mittelst ihrer elastischen Sohlenballen, die solchergestalt aufgesetzt werden, dass sie einen Hohlraum entstehen lassen, in welchem Luftverdünnung erzeugt wird, wodurch das Tier haftet. Hierbei mag Adhäsion des Secretes zahlreicher Schweissdrüsen mitwirken. Zweckmässiger noch besitzen einzelne Fledermäuse, z. B. Thyroptera und Myxopoda an Hand und Fuss eine Saugscheibe. Eine andere, Mystacina tuberculata, saugt sich einfacher fest. Sie hat an den Zehen eine Faltenbildung, die erinnert an die Einrichtung, welche die Geckonen befähigt, selbst an Zimmerdecken sicher zu laufen. Deren Zehen (Fig. 10) tragen nämlich parallele Hautblättchen, die, schräg auf die Unterlage aufgesetzt, darauf durch Muskelzug

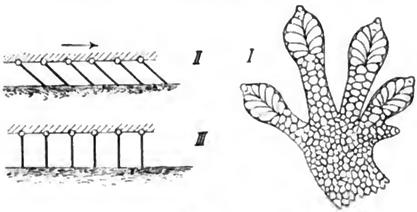


Fig. 10.

Sohlfläche des Fusses von Gecko, an den Zehen mit parallelen Hautblättchen. Diese werden schräg auf die Unterlage aufgesetzt und durch Muskelzug, entsprechend der Richtung des Pfeiles in II aufgerichtet, wodurch schliesslich parallele Kammern (III) mit verdünnter Luft entstehen. (Nach *Reuleaux*.)

aufgerichtet werden. Hierdurch entstehen Kämmerchen mit verdünnter Luft, die das Tier haften machen. Bei Lygodactylus hat auch der Schwanz eine solche Haftplatte.

Organe mit gleichem Prinzip treten häufiger noch bei Wassertieren auf. Ihre Wirkung beruht stets auf Druck des umgebenden Mediums, indem sie entweder einen gewissen Raum eines Fremdkörpers bedecken und diesen damit dem Einfluss des Mediums entziehen oder aber indem sie dabei gleichzeitig unterhalb des Haftorgans einen Hohlraum entstehen lassen, in welchem der Druck vermindert wird gegenüber dem Aussendruck. So erscheinen bei der Froschlarve, etwa 10 Tage nach der Furchung, ventral vom Munde ein Paar Saugnäpfchen, mit der sie sich an Pflanzen heftet. Sie verschwinden mit dem Erscheinen der hinteren Beinstummel (*Niemiec* 1885). Bekannter ist. dass bei Echeneis, dem „Schiffshalter", die stachelige Rückenflosse zu einer ovalen Haftscheibe umgewandelt ist, mit verschieden zahlreichen Querlamellen, Er saugt sich damit namentlich an andere Fische fest und wird dadurch trans-

portfähig. Sonst liegen solche Haftorgane bei Fischen stets ventral und dienen zum Anheften in der Brandung, im Gezeitenstrom oder in reissenden Bächen. Letzteres gilt z. B. für den kleinen Wels Glyptosternum und Euglyptosternum mit Hautfalten zwischen den Brustflossen, und für den Cyprinoiden Discognathus mit einer Saugscheibe an der Unterlippe. In der grossen Familie der Gobiinen (Grundeln) bilden die verschmolzenen Bauchflossen einen schüsselförmigen Haftapparat, bei Discoboli eine Bauchscheibe mit rudimentären Flossenstrahlen. Noch umfangreicher wird die Saugscheibe der Gobiesocidae durch Umbildung des zwischen den Brustflossen gelegenen Schultergürtels. In allen diesen Fällen züchtete das Bedürfnis sich festzulegen zu Land und zu Wasser einen Saugapparat, wie er zu gleichem Zwecke ja auch von den Bandwürmern bekannt ist. Dem besonderen Zweck, sich während der Begattung am Weibchen anzuheften, dienen die Saugnäpfe an den Vorderfüssen des männlichen Wasserkäfers Dytiscus. Bei der Ortsveränderung treten die Saugnäpfe der Blutegel z. B. in Wirkung, sowie die in Saugscheibchen endenden Ambulacralfüsse der Echinodermen. Zum Fang der Beute dienen die Saugnäpfe auf den Armen der Tintenfische und auf dem Rüssel einzelner Flügelschnecken (Pteropoden).

Wir besprachen bereits (S. 366) die Erscheinung des Stereotropismus, dementsprechend zahlreiche niedere Tiere sich in den weichen Boden vergraben und damit Schutz und Stütze finden für ihren weichen Körper. Graben und Bohren tritt aber auch zu anderen Zwecken und unter besonderen Bedingungen auf mit dementsprechender Organisation des Tieres. Hierfür einzelne Beispiele. Säuger, wie Maulwurf, Wühlmäuse u. a., die ihre tierische und pflanzliche Nahrung durch Scharren im Boden erlangen müssen, sind mit Scharrkrallen ausgerüstet, ersterer auch mit kräftigen Vorderbeinen, die ihn befähigen, sich in den Boden einzugraben. Bei zahlreichen anderen handelt es sich beim Graben von Höhlen ausschliesslich um Schutz entweder für sich selbst oder für die Jungen. Dass auch dies auf den Bau des Körpers zurückwirkt, lehrt z. B. Vergleichung von Hase und Kaninchen; denn ihre körperlichen Unterschiede führen sich im Grunde darauf zurück, dass ersterer sein Heil in der Flucht letzterer in seiner Höhle sucht. Unter Vögeln gibt es zahlreiche, die ihre Nahrung im Boden scharren, auch einzelne, die Höhlen bewohnen; aber kein einziger gräbt diese selbst, wozu ein Federkleid sich wohl auch wenig eignet. Zahlreich sind ferner die Schlangen und Eidechsen, die sich unter Moos, Steinen und in Erdhöhlen aufhalten. Einen Schritt weiter treffen wir ganze Abteilungen, die selbst Gänge graben; so die Wurmschlangen (Typhlopiden) und unter Eidechsen solche, deren Extremitäten dementsprechend rudimentär sind oder ganz verloren gingen (Amphisbaenen, verschiedene Scincoiden). Entsprechend der unterirdischen Lebensweise wurden auch ihre Augen und ihr Trommelfell rudimentär, ähnlich wie bei der Amphibien-Ordnung der Blindwühler (Gymnophionen), die gleichfalls den Habitus von Regenwürmern annehmen und sich dementsprechend betragen. Ihre aus Würmern und Insectenlarven bestehende Nahrung trieb alle diese Tiere in die Erde, was dann wieder ihren Körper dementsprechend deformierte.

Zwar gibt es Fische, die Schlamm fressen und damit auch die darin lebenden Tiere, aber wohl kaum solche, die ihre Nahrung unter dem Boden grabend erbeuten. Aalartige Fische, ferner die Butten, Sandaale sind aber Bei-

spiele solcher, die sich oberflächlich in den Boden eingraben und auf Beute lauern. Andere vergraben sich beim Eintrocknen der von ihnen bewohnten Flüsse in den Schlamm und machen hier die Trockenzeit durch (Fig. 16 S. 429). Auch Amphioxus wäre hier zu nennen.

In der Gezeitenzone felsiger Küsten werden hier und da Arten von Seeigeln (Strongylocentrotus, Cidaris) in glatten, schüsselförmigen Aushöhlungen der verschiedenartigsten Gesteinsarten angetroffen, die oft wabenartig in grosser Zahl nebeneinander liegen. Sie sind ausgenagt durch die schmelzbedeckten Zähne des Kauapparates der Seeigel und glatt gefeilt durch deren Stacheln. Letzteres geschieht teils durch drehende Eigenbewegung des Tieres, teils indem es passiv durch Wellenbewegung und Gezeitenstrom hin- und herbewegt wird. Ähnlich ruft ja die Brandung durch drehende Bewegung von Reibsteinen kesselförmige Vertiefungen im Küstengestein hervor. Auffallend bleibt nur das lokale Auftreten dieses Bohrens, während anderwärts dieselben Arten sich desselben nicht befleissigen. (*Fewkes* 1890.)

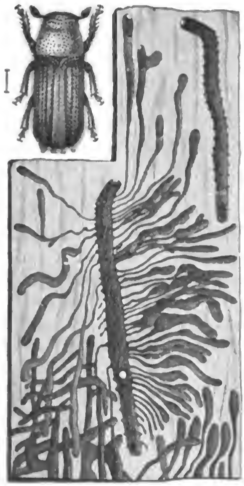


Fig. 11.
Hylesinus piniperda 1/2 (nach *Eckstein*). Zwei Muttergänge. Von dem einen gehen seitlich die Tochtergänge aus.

Auf Summation kleinster Kräfte, ähnlich dem Tropfen, der den Stein höhlt, beruht auch, dass die Bohrmuschel (Pholas) mittelst mikroskopischer Kieselteilchen in ihrem Fuss, auch in hartem Gestein, sich eine Höhle bohrt, die sie zu einem lebenslangen Gefängnis weiter ausfeilt, durch drehende Bewegung der Schalen, deren vorderer Teil mit feinen Erhebungen ausgestattet ist. Die Verheerungen endlich, die der Pfahlwurm (Teredo) im Holz von Schiffswänden und Deichpfählen durch seine Bohrgänge anrichtet, werden durch raspelnde Bewegung der Zähnchen auf den Schalenstücken hervorgerufen. Beide Bohrer gehören den Röhrenmuscheln an, die sonst sämtlich in weichem Boden sich vergraben oder wie Saxicava in fremden leeren Bohrlöchern sich verstecken, woraus dann das selbständige Bohren hervorging. Letzteres ist auch bei Insecten, namentlich unter deren Jugendstadien, weit verbreitet, teils des Schutzes, teils der Nahrung wegen. Beides finden z. B. die Borkenkäfer in den für die Art kennzeichnenden Gängen in oder unter Baumrinde (Fig. 11), die so entstanden, dass das Weibchen einen „Muttergang“ beisst und gräbt, von der Weite ihres eigenen Körpers. Von Stelle zu Stelle legt sie in demselben ein Ei. Die aus demselben hervorschlüpfenden Larven fressen von hier aus die Tochtergänge. Auch die Fressgänge anderer minierender Käfer werden bald durch die Kiefer, bald durch die Gliedmassen bewerkstelligt. Namentlich können die Vorderbeine zum Graben umgestaltet sein, wie bei der Maulwurfsgrille, bei Mistkäfern u. a.

Häufig genug weisen aber auch gute Graber nichts besonderes an ihren Extremitäten auf. Dies ist der Fall bei Grabwespen, bei Krabben, die in der Nähe des Strandes Röhren graben, bei vierlungigen Spinnen, die Wohnröhren bauen mit verschliessbarem Deckel.

Wenden wir uns zur Ortsveränderung im Wasser, so sehen wir deren Ausführung durch Änderung des spezifischen Gewichtes, durch hydrostatische Apparate, durch Änderung der Körperform, endlich durch bewegbare Körperanhänge der verschiedensten Art geschehen. Letzteren sind dann auch die Gliedmassen zuzuzählen, die zu dem Zweck als einheitliches Ganze gegen das Wasser gestemmt werden, das genügenden Widerstand bietet, um dem Körper Propulsion mitzuteilen. Der Gliedmassen bedienen sich die im Wasser lebenden Gliedertiere teils zur Unterstützung der Fortbewegung durch einen „Ruderschwanz", teils als einziges mechanisches Moment der Propulsion. Die Wasserläufer (Hydrodromici) laufen damit einfach über dem Wasser, nachdem sie die beiden hinteren Beinpaare (das vordere dient zum Ergreifen der Beute) mit dem Secret der Speicheldrüsen „eingefettet" haben, wodurch sie die Oberflächenspannung des Wasserspiegels nicht überwinden und somit nicht einsinken können. Meist aber functionieren wenigstens einzelne der Gliedmassen der aquatilen Gliedertiere als Ruder und sind dementsprechend zu einer Ruderschaufel abgeplattet oder durch Besatz von Haaren oder Borsten verbreitert. Bei Fischen unterstützen die Gliedmassen als paarige Flossen die Schwimmschläge des sich krümmenden hinteren Körperendes mit seiner Schwanzflosse. Bei Amphibien mit Ruderschwanz tun dies die mit Schwimmhäuten versehenen Gliedmassen, die wie bei Landtieren gebaut sind und denn auch zum Gehen benutzt werden können. Letzteres ist auch der Fall bei Fröschen und Kröten. Ihr Schwimmen geschieht meist durch Sprungbewegung der hinteren und gleichzeitige Ruderbewegung der vorderen Extremitäten. So schwimmen in der Regel auch diejenigen Säuger, die auch auf dem Lande zu laufen gewohnt sind. Schwimmhäute Wimperbesatz an den Beinen, ein komprimierter Ruderschwanz kann dann ihre Schwimmbewegung unterstützen. Das Schwimmen der Vögel geschieht durch Ruderbewegung der meist mit Schwimmhäuten ausgerüsteten Füsse; entweder indem der Vogel hoch auf dem Wasser treibt wie die Möven oder tiefer einsinkt wie die übrigen Wasservögel. Nur die Pinguine schwimmen auch untergetaucht, die Füsse nach hinten gestreckt, vermittelst der Flügel. Letztere verloren denn auch die Flugfähigkeit und sind in vollkommener Anpassung an das Leben im Wasser zu Ruderorganen geworden.

Tauchen ist eine Ortsveränderung in vertikaler Richtung, die für kurze Zeit ganz besondere Zwecke verfolgt und bei Luftatmern das Spezifische hat, dass ihre Dauer durch das Atembedürfnis geregelt ist. So mag bei Bartenwalen das Tauchen im Mittel 15 Minuten dauern, kann sich aber im Notfall über eine Stunde ausdehnen. Das fordert besondere Einrichtung, der Blutzirkulation die zunächst verlangsamt werden muss. Und wenn die Tauchbewegung das Tier in grosse Tiefen führt, so müssen Einrichtungen bestehen, um die Nachteile der schnellen Zunahme des Wasserdruckes aufzuheben. Auch diese besitzen die Walfische in der elastischen Hülle der Speckschicht und des Muskelmantels; in der enorm dicken Sclera, welche die zarten Teile des Auges schützt, in dessen elastischer Umhüllung und in vielem anderen.

Die Ortsveränderung in der Luft geschieht durch Fliegen. Man hat dies neuerdings als die Fähigkeit des Tieres definiert sich in dem Medium frei zu bewegen, in welchem es atmet (*Branca* 1908), wonach schwimmende Tiere also eigentlich fliegen sollen. Wir wollen den Begriff beschränken auf Tiere, die nicht Flossen, sondern Flügel haben und damit in der Luft sich bewegen: mit Organen also von grosser Flächenentfaltung, entsprechend dem dünnen und leicht ausweichendem Medium, auf das dieselben als Ganzes wirken und damit dem Körper eine Wurfbewegung mitteilen. Insofern hat man das Fliegen häufig als Schwimmen in der Luft bezeichnet; insoweit mit Recht, als Schwimmen eine ältere Funktion ist als Fliegen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dass letzteres aus ersterem entstand. Offenbar haben sich Flugorgane wiederholt selbständig herausgebildet. Sie haben nur das gemein, dass sie als flächenhaft ausgebreitete Organe Stütz- und Drehpunkt am Rumpfe haben; im übrigen aber sind sie nach zweierlei Prinzip gebaut. Das eine ist bei Wirbeltieren realisiert. Hier ist die vordere Extremität zum Flügel geworden. Bei Hautfliegern (Fledermäuse) geschah dies durch Ausbildung einer elastischen Hautduplikatur zwischen den verlängerten Fingern, die sich ferner zwischen den verlängerten Armknochen, dem Rumpf und den Hinterextremitäten ausdehnt. Man darf annehmen, dass ihr Ausgangspunkt der Fallschirm war, wie er als Hautduplikatur von den Seiten des Rumpfes zwischen den Gliedmassen ausgespannt ist. Solche Flughaut finden wir unter Säugern beim Flugmaki, bei Flugbeutlern und bei zwei Gruppen von Nagetieren (Flugbilche und Flughörnchen), die nahe Verwandte haben ohne Flughaut. Sie muss sich also wiederholt selbständig entwickelt haben bei Baumbewohnern, die von Ast zu Ast sprangen. Hierbei muss die gespannte Flughaut von grossem Nutzen sein. Sie befähigt zwar nicht zum Fluge, ändert aber beim Sprung den senkrechten Fall durch Luftwiderstand in eine geneigte Ebene, auf deren Richtung bei den 3 letztgenannten Flugtieren der buschige Schwanz steuernd einwirkt. Beim Flugmaki ist der Schwanz dagegen in eine interfemorale Flughaut einbezogen, welche die Schwebefähigkeit vergrössert.

Fallschirmartige Bildungen zeigen ferner die Eidechsen Ptychozoon und Uroplates, die den Geckonen angehören, von denen oben dargelegt wurde dass sie durch Luftdruck klettern. Sie haben Hautfalten an Kopf, Rumpf, Schwanz und Gliedmassen. Niemand sah aber je, dass sie benutzt werden und der Name „fliegender Gecko“ ist wohl ein unverdienter. Das „Fliegen“ von Draco beruht auf anderem Prinzip; hier sind die falschen Rippen ungeheuer verlängert und können gespreizt die Haut spannen. Nach *Deninger* treiben sich nun diese baumbewohnenden Eidechsen durch Aufnahme einer bedeutenden Luftmenge zu einem länglichen flachen Ballon auf, wodurch sie zu weiten Sprüngen befähigt sind. Ähnlich soll der sundanesische Laubfrosch Racophorus Reinwardti durch Spreizung der Schwimmhäute zwischen den verlängerten Fingern und Zehen in schräger Bahn durch die Luft gleiten. Anders die Flugsaurier des Jura und der Kreide. Deren Rumpfflughaut heftete sich an den ungeheuer verlängerten 5. Finger, wodurch eine Art Hautflügel zustande kam, der diese übrigens kletterfähigen, teilweise riesigen Reptilien zum Fluge befähigte.

Ob die Vögel aus Hautfliegern hervorgingen, ist eine offene Frage, jedenfalls treten Flughäute bei ihnen ganz zurück. Dafür ist ein anderes Haut-

gebilde, die Federn, bei ihnen auf den Plan getreten, die als starre aber äusserst leichte Gebilde an der reduzierten Hand und an den Armknochen befestigt, die sog. echten Flügel bilden und am Schwanze ein Steuer. Die Federn liefern gleichzeitig ein Kleid zum Wärme- und zum Wasserschutz, das den Vorteil der jährlichen Erneuerung bietet (S. 345) und Gelegenheit gibt zur Ausbildung sekundärer Geschlechtsmerkmale.

Bei den Flügeln der Insecten handelt es sich dagegen wieder um Hautduplikaturen, die aber dorsal am Rumpf befestigt sind. Wie sie entstanden sind, ist immer noch eine offene Frage. Am ansprechendsten ist wohl die Annahme, dass es bewegbare Hauthänge — ursprünglich etwa Hautkiemen — bei aquatilen Insecten waren, die durch diese Anhänge anfänglich zu kurzem Flattern nach dem Ufer befähigt wurden. Bei weiterer flächenhafter Ausbildung mit dementsprechender Zunahme der Muskulatur, wurden es dann Flügel in bunter Verschiedenheit nach Grösse, Form und Beweglichkeit.

Anders das „Fliegen" der Fische Exocoetus und Dactylopterus[1]). Hierbei handelt es sich um ein Ausbreiten der vergrösserten Brustflossen, sobald

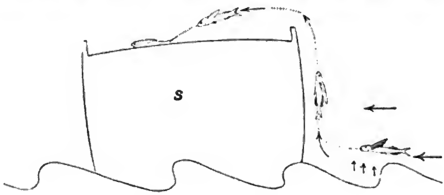


Fig. 12.

Querschnitt eines Schiffes (*S*), das ebenso wie die Wellen viel zu klein dargestellt ist im Verhältnis zur Bahn eines Exocoetus, der auf das Deck geführt wird. Die grösseren Pfeile bezeichnen den Gang des Windes an der Windseite des Schiffes; die kleineren die Luftströmungen, welche in den Wellentälern emporsteigen. (Nach *Möbius*.)

sich der Fisch durch einen kräftigen Schwimmschlag aus dem Wasser geschnellt hat, was ja auch viele andere Fische tun, z. B. um Nachstellung zu entgehen. Ohne „Flügelschlag", höchstens mit oscillierender Anfangsbewegung der gespreizten Flossen, die als Fallschirm wirken, werden sie in einem für die Wirkung des Luftdruckes günstigen Winkel gehalten. Gegen den Wind legen sie solchergestalt Strecken von über 100 m zurück, wobei auf bewegter See die Flugstrecke der Oberfläche der Wellenberge und -täler folgt; kreuzt die Flugstrecke ein Schiff (Fig. 12), so hebt der Winddruck den Fisch auf dessen Deck, aber nur von dessen Luvseite her (*Möbius* 1878).

Döderlein (1900) hat berechnet, dass weitaus die grössere Hälfte der bekannten Tierarten mit Flugwerkzeugen ausgerüstet sind. Bei Insecten bildeten sie sich aus unter Schonung der Extremitäten, bei Wirbeltieren wurden aber dadurch die vorderen Extremitäten ihrer ursprünglichen Funktion entzogen. Nur bei Fledermäusen können die Flügel, ebenso wie bei den Flugsauriern der

[1]) Das ausser durch *Möbius* und *Seitz* durch *Dahl* (1889), *Barett-Hamilton* (1903), *Kükenthal* (1896) u. a. behandelt wurde.

Vorwelt, noch mithelfen beim unbeholfenen Umherkriechen oder beim behenderen Klettern. Bei Vögeln dagegen wurden sie ganz der Ortsbewegung durch den Flug geopfert.

Die Schnelligkeit des Fluges ist am besten bekannt von der Brieftaube. Die diesbezüglichen Angaben (*Marey* 1890) variieren zwischen 25—36 m in der Sekunde, während der Abstand in derselben Zeitdauer für den Falken 28, Adler 31, Schwalbe 67, Mauerschwalbe gar 88 m beträgt Wichtiger sind die absoluten Abstände, die durch Vögel zurückgelegt werden. So flog eine Taube in einem Tage 330 km, eine andere legte in 5 Stunden einen Abstand von 398 km zurück, und ein verirrter Jagdfalke wurde 2 Tage später 1400 km entfernt angetroffen. Bei solcher Arbeitsleistung wird man den locomotorischen Apparat entsprechend ausgebildet finden. Damit ist aber die grössere oder geringere Flugfähigkeit noch nicht nach jeder Richtung hin begründet. Die Flugmuskulatur allein genügt nicht, da sie sich mit einem mehr oder weniger günstig geschnittenem Flügel, mit verschiedener Flügelfläche verbinden kann. *Legal* und *Reichel* (1879) fanden, dass im Mittel die Brustmuskeln $^1/_6$ des Körpergewichts ausmachen. Bei der Taube ist das Verhältnis $\frac{1}{4.3}$, bei einer Möve $\frac{1}{10.35}$. Trotzdem ist letztere ein ausgezeichneter Flieger, der einen schwebenden Flug hat, wobei anscheinend ohne Flügelschlag die Wirkung der Schwere und des Windes aufgehoben wird und der Vogel im Raume stehen bleiben oder mit dem Winde segeln kann. Die Taube dagegen gebraucht ihre starke Flugmuskulatur zu kräftigem, regelmässigem, schnellem Flügelschlag.

Die mechanischen und anatomischen Probleme des Fluges haben eine ausgebreitete Literatur hervorgerufen [1]), auf die verwiesen sei. Wir wollen hier nur auf das soeben von den Möven angedeutete Schweben oder Segeln zurückgreifen, das noch besser als „Kreisen" der Raubvögel bekannt ist. Nach *Exner* kommt es zustande durch schnelle, zitternde Bewegung der Flügel mit so geringem Ausschlag, dass sie sich auch bei günstigstem Abstand der Beobachtung entzieht. Der ungefähr horizontal gehaltene Flügel bewirkt dadurch eine Luftverschiebung nach abwärts, die dem Vogel einen Impuls nach oben gibt, oder die Schwere aufhebt und einen Impuls nach vorn, der die Wirkung des Windes paralysiert. Damit bleibt der Vogel an einem Ort im Raume stehen. Fehlt der Wind oder ist der Impuls nach vorn stärker als dieser, so schwebt der Vogel horizontal in dieser Richtung oder, durch Steuerung vermittelst des Schwanzes, spiralig in die Höhe, er „kreist" eben, wenn er über einer Stelle der Erdoberfläche bleiben will. Er steigt und sinkt je nachdem der Impuls nach oben die Erdschwere aufhebt oder dazu nicht ausreicht.

Ähnliche Flügeloscillationen befähigen manche Fliegenarten in der Luft zu stehen. Hier macht die Kleinheit des Objektes und die Schnelligkeit der Bewegung der Flügel dieselbe auch in der Nähe unsichtbar. Dieselben Oscillationen der schmalen, kurzen Flügel einer Hummel, tragen aber deren schweren Körper mit der Schnelligkeit eines Zuges durch die Luft; sie gestatten dann wieder

[1]) Ausser den im Text genannten sei noch auf Schriften von *Strasser*, *Pettigrew* u. v. a. verwiesen.

den als Schwärmer bekannten Schmetterlingen vor einer Blume in der Luft zu „stehen“. Diese Vibrationen sind denn auch Ursache des Tones, der z. B. den Flug der Hummel, der Brummfliege, den Tanz der Mücken begleitet, was verständlich wird, wenn wir durch *Marey* (1873) erfahren, dass die Biene 190, die Stubenfliege gar 330 Flügelschläge in der Sekunde ausführt.

Aus vorstehendem ist bereits deutlich, dass im allgemeinen die Schnelligkeit der eigentlichen Bewegung nicht einfach proportional ist der Muskelkraft, die unter Berücksichtigung der Zeit auf die Bewegungswerkzeuge ausgeübt wird. Sie ist in ihrer Leistungsfähigkeit individuell und artlich verschieden. Ihr Effekt ist abhängig von der Art des Mediums und von Faktoren, welche die Wirkung der Hebelbewegung der Bewegungsorgane fördern, z. B. durch hydrostatische Apparate, wie wir sie von Wassertieren kennen lernten, oder durch andere Änderung des Übergewichtes. Dergleichen fehlt auch den fliegenden Tieren nicht. So können die durch Tracheen atmenden Insecten von diesen aus ihren Körper pneumatisieren, während die Vögel von ihren Luftwegen aus die Luftsäcke füllen, die bei manchen bis in die Zehenglieder sich erstrecken und im Kopf und unter der Haut liegen. Sie mögen nebenher anderen Zwecken dienen, müssen aber, da sie erwärmte Luft enthalten, den Körper jedenfalls leichter machen.

Abgesehen von der Flimmerbewegung fanden wir im übrigen die verschiedenen aktiven Ortsbewegungen an das Muskelgewebe gebunden. Stets verbinden dessen kontraktile Fasern gegen einander bewegliche Teile. Auf diese wird ein Zug ausgeübt durch Verkürzung eben dieser Fasern. Gegensätzlich also zu der Wirkungsweise, die ein Seil, eine Kette auf seine beiden Enden ausübt; denn hier findet Zugausübung nur statt bei Verlängerung. Der Muskel arbeitet mit beträchtlicher Kraft; langsamer wenn er aus sog. glatten Fasern besteht, wie bei Mollusken; schneller, fast plötzlich, wenn die Fasern quergestreift sind, wie im blitzschnell sich kontrahierenden Muskel der Insecten.

Es ist hier wohl der Ort die Selbstverstümmelung oder Autotomie der Tiere zur Sprache zu bringen. Darunter hat man nicht zu verstehen etwa Teilung von Protozoen und Strudelwürmern oder Abschnüren von Knospen; auch nicht das Abstossen des zum Begattungsorgan modifizierten (hektokotylisierten) Armes der Tintenfische oder das Zerbrechen heterotoker Anneliden. Der Ausdruck gilt nur für Verstümmelung des eigenen Körpers durch Abwerfen von Teilen, die normaliter mit demselben in Verband zu bleiben haben. Dafür ist das bekannteste Beispiel das Abbrechen des Schwanzes der Eidechse. Weiter weiss man allgemein wie leicht Heuschrecken eines ihrer Springbeine abwerfen, Weberknechte und Mücken ein Bein im Stiche lassen und dass die Ameisen nach dem Hochzeitsflug ihre Flügel abwerfen. In allen diesen Fällen fliesst kein Tropfen Blut. Auch nicht bei Krabben, die das Bein abwerfen, das man ergriff. Diese freiwillige Amputation erfolgt (*Marshall*, *Frenzel* 1891) an bestimmter Stelle, die durch ein Häutchen geschlossen wird, während Amputation an anderer Stelle Blutfluss verursacht. Bekannt ist ferner die Zerbrechlichkeit der Schlangen- und Haarsterne, sowie dass aufgegriffene Holothurien leicht ihre Eingeweide ausspeien.

Zur Erklärung solcher Fälle wird die Muskelkraft herangezogen. Sie wird ja auch die wichtigste Rolle spielen, wenn das Tier einzig mit eigenen Kräften die Amputation vollzieht. Wie aber ihre Zugkraft wirken soll, um Haut, Gefässe, Wirbel-

verbindung eines kaum berührten Eidechsenschwanzes zu zerreissen oder die chitinöse Verbindung eines Krebsbeines, ist nicht deutlich. Ebensowenig das Warum. Dass eine Eidechse lieber eine Schwanzspitze, eine Mücke oder Krabbe lieber ein Bein verliert als Freiheit und Leben, ist begreiflich, ebenso wenn eine Phasmide zur Erleichterung einer gefährlich langen Häutung ein Bein abwirft. Aber warum speit eine Holothurie ihre Eingeweide aus, warum schnürt die Nacktschnecke Tethys, auch bei vorsichtigem Fang, wie ich mich selbst überzeugte, ihre Rückenanhänge ab, die danach so lange weiter leben, dass sie unter dem Namen Phoenicurus als selbständige Tiere beschrieben werden konnten? Wenn man es einen Reflex nennt, ist die Tatsache damit nicht näher erklärt.

Sehen wir in der Autotomie, wenigstens der Insecten, ein Schutzmittel, so dürfen wir mit *Vosseler* (1903) eine höhere, weit ökonomischere Stufe derselben in den Blutungen erkennen, die viele Insecten beim Angriff freiwillig ausführen. Bekannte Käfer, wie die Marienkäfer, Maikäfer, Malachius, Timarcha lassen alsdann an dazu bestimmter Stelle des Kniegelenkes einen Tropfen Blut austreten, der durch Geruch, Geschmack, toxische Eigenschaften zur Verteidigung gegen Insectenfresser dient. Es sind auch Fälle bekannt von Blutspritzen (Heuschrecken). Der Bodenagame (Phrynosoma) Nordamerikas soll seinen Feinden gar einen engl. Fuss weit ein Quantum Blut aus der Innenfläche des oberen Augenlides entgegenschleudern (*Hay* 1892).

Unsere obige Skizze der Ortsveränderung deutete an wie sie bei höheren Tieren auf den Gebrauch komplizierter Bewegungsmechanismen beruht. Der Gebrauch der Beine, der Flügel in ihrer höchsten Funktionsausübung will aber erlernt sein. Dafür sorgen, namentlich in der Jugend, die Spiele bei vielen Tieren, die, in anscheinender Zwecklosigkeit ausgeführt, erziehend wirken Zunächst sind es Muskelübungen; daneben aber sind die Balgereien junger Tiere, die Scheinkämpfe der Erwachsenen, Vorübungen und Einübungen zum ernsten Kampfe. Das spielende Jagen des Hundes, das Spiel der Katze mit einer Scheinbeute oder mit einer lebenden, sind Einübungen zur Jagd, und die Flugspiele der Vögel im Herbst sind vielfach Selbsterziehung zum weiten Zuge nach Süden. Die Spiele der Tiere, die *K. Groos* (1907) glänzend schilderte, haben sehr verschiedene Bedeutung, hier interessiert uns nur deren erzieherische Seite, welche die Bewegungsorgane der jungen Tiere zu ernster Tätigkeit vorübt und die erwachsenen in der Übung erhält.

Die Ortsbewegung, wie jede andere Muskelbewegung, fordert, dass ihre Grösse und ihr Umfang dem zu überwindenden Widerstand, dem zu erreichenden Zwecke angepasst sei. Die höheren Tiere erreichen dies jedenfalls durch Empfindlichkeit der Muskeln, durch das Muskelgefühl, das durch die sensiblen Muskelnerven vermittelt wird und über das Maass der Arbeitsleistung unterrichtet. In weiterem Umfang wird von einem Muskelsinn gesprochen da er das Tier auch über die Lage der Teile des Körpers gegeneinander und im Raume unterrichtet und dasselbe dadurch befähigt das Gleichgewicht zu bewahren. Daneben wird dann auch Hautempfindung die Ruhelage des Körpers und seine einfacheren Bewegungen leiten. Zusammenfassend spricht man daher auch von einem „Raumsinn“. Dessen Bedeutung bei raschen und komplizierten Bewegungen hat Anlass gegeben nach besonderen Sinnesorganen zu suchen, welche die Gleichgewichtsempfindung vermitteln. Einen solchen sta-

tischen oder Gleichgewichtssinn meint man gefunden zu haben in den bläschenförmigen Sinnesorganen, die mit Otolithen ausgerüstet sind und die man früher für Gehörorgane hielt und dementsprechend Otocysten nannte. Für einzelne derselben (bei Ctenophoren und Medusen) nimmt man jetzt fast allgemein, für andere (bei Würmern, Mollusken, Crustaceen) wenigstens meistens an, dass sie ausschliesslich der Regulierung der Locomotion dienen und daher richtiger Statocysten und ihre Kalkkörper Statolithen heissen sollen. Dafür spräche denn auch, dass sie festsitzenden Tieren fehlen, auch solchen, die sie im freibeweglichen Jugendzustand noch besassen. Für andere Fälle gibt man die Möglichkeit zu, dass solche Organe nebenher für Schallwellen spezifisch empfänglich seien. In diese Kategorie fiele dann auch das Gehörorgan der Wirbeltiere, insofern als zahlreiche Forscher, wenn auch in verschiedenen Varianten, der Meinung sind, dass die halbzirkelförmigen Kanäle Gleichgewichts- oder statische Organe seien. Es genüge hervorzuheben, dass auch hiergegen sich Stimmen äusserten, die z. B. im Labyrinth der Fische ein Sinnesorgan sehen zur Empfindung der Bewegung des umgebenden Wassers.

Unsere Betrachtung über die Bewegung der Tiere frug nur ausnahmsweise nach deren Ursachen, stellte dieselben vielmehr stillschweigend als spontane dar. Für manche derselben, namentlich bei einzelligen Organismen, lassen sich aber bereits äussere Veranlassungen für die Bewegung angeben. Wir nannten bereits (S. 366) den Thigmotropismus. Er wird auch Thigmotaxis genannt, wenn es gilt, Nachdruck darauf zu legen, dass die Richtung der Bewegung geleitet wird durch den Trieb einer plötzlichen, ungewohnten, heftigen oder feindlichen Berührung aus dem Wege zu gehen. Umgekehrt treibt positive Thigmotaxis die kriechenden Organismen einer festen Unterlage zu, sie treibt das begattungsbedürftige Männchen zur Berührung mit dem Weibchen, womit deren Vereinigung und demnach die Befruchtung der Eier erzielt wird u. a. m. Richtungsbestimmend wirkt auch das strömende Wasser, in welchem der Fisch sich mit dem Kopf stromaufwärts einstellt (Rheotaxis). Ähnlich wirken chemische Agenzien (Chemotaxis). So werden nach *Engelmann* einzellige Tiere in einem Wassertropfen unter dem Mikroskop durch ihr Sauerstoffbedür f nis zu der Stelle eines Algenfadens getrieben, die man beleuchtete und die dadurch Sauerstoff abscheidet. Flüchtige Stoffe, die wir gewöhnlich als Gerüche bezeichnen, führen die Tiere ihrer Nahrungsquelle zu, leiten die eierlegenden Weibchen zur richtigen Nahrung für die ausschlüpfenden Jungen, die Männchen zum Weibchen u. dgl. m. Den richtungsbestimmenden Einfluss des Lichtes (Phototaxis, Heliotropismus) werden wir später kennen lernen.

---

5. Kapitel.

Färbung, Zeichnung und Farbenwechsel.

Wenig andere Erscheinungen am Tierkörper haben von jeher so sehr die Aufmerksamkeit auch des Laien auf sich gezogen als deren Farben. Einfache Betrachtung lehrt denn auch, dass, abgesehen von der Mehrzahl der Einzelligen,

im übrigen die Tiere nur in der Minderzahl farblos sind. Letzteres ist der Fall bei vielen in lichtlosen Räumen lebenden Tieren, ferner bei zahlreichen pelagischen Tieren, deren Gewebe durch hohen Wassergehalt das Wesen des Gallertgewebes (S. 357) angenommen hat und mehr oder weniger durchsichtig ist. Aber auch ohne dies kann Transparenz bestehen, wie die pelagischen Larven der aalartigen Fische und des tropischen Herings Albula zeigen, bei denen selbst die Blutkörperchen noch ungefärbt sind.

Im allgemeinen aber erfreuen sich die Tiere und manche ihrer Produkte, wie Dotter, Eischalen, Gespinste, Drüsensekrete einer Färbung und Zeichnung. Häufig ist sie von solcher Verschiedenheit und Pracht, dass sie von jeher die Aufmerksamkeit auf sich lenkte und Anlass gab zu ausgedehnten und zahlreichen Studien, die aber bisher noch nicht den Schleier lüften konnten von den zahlreichen Problemen, die sich an diese auffälligste und lieblichste Eigenschaft der Tiere knüpfen.

Färbung und Zeichnung hat eine zwiefache Ursache. Zumeist beruht sie auf dem Vorhandensein farbiger Stoffe oder Pigmente. Diese Pigmentfarben, auch chemische oder Absorptionsfarben genannt, liegen als aufgelöste oder körnige Farbstoffe in den Geweben, seltener auf der Oberfläche des Tieres oder in seinen Drüsensekreten.

Hiervon unterscheiden sich die optischen Farben, die entweder ganz unabhängig sind von der Anwesenheit von Pigmenten, oder letztere treten wenigstens mit ihrer Eigenfarbe nicht in die Erscheinung. Sie heissen auch Strukturfarben, da sie auf besonderen Strukturverhältnissen der farbig erscheinenden Teile beruhen. Mechanische Eingriffe, welche eben diese Struktur verändern, werden daher auch die Farbe ändern oder vernichten. Chemische Agenzien tun dies nur insoweit als sie gleichfalls die Struktur angreifen oder Pigmente vernichten, falls diese an der optischen Färbung beteiligt sind. Der metallische Glanz, die Schillerfarben vieler Insecten und Vögel sind Beispiele solcher prächtigen optischen Farben.

Man liess sie früher verursacht sein durch die Skulptur oder Reliefzeichnung der oberflächlichen Teile. Eine streifige oder netzförmige Zeichnung sollte durch Interferenz farbiges Licht reflektieren. Man sprach daher häufig auch von Beugungs- oder Gitterfarben. Tatsächlich beruht denn auch das Irisieren der Haare des Maulwurfs, der Borsten vieler Borstenwürmer auf einer Streifung derselben; die Regenbogenfarben des Regenwurms auf einer Strichelung seiner Haut. Namentlich durch *Biedermann* (1904) wissen wir aber, dass die Schillerfarben meist zustande kommen nach dem Prinzip der „Farben dünner Blättchen", also durch Reflex farblosen Lichtes an der Vorder- und Hinterseite einer dünnen, farblosen Schicht. Diese kann geliefert werden durch eine dünne, oberflächlich gelegene Chitinlamelle wie bei schuppenlosen Käfern mit starker Reflexionsfarbe, oder aber durch eine dünne Luftschicht. Letztere ist dann eingeschlossen bald zwischen Chitinplättchen, wie in den Schmetterlingsschuppen, die dem Flügel Atlasglanz verleihen; bald zwischen der Ober- und Unterseite des übrigens farblosen und durchsichtigen Flügels, wie bei Libellen, den Florfliegen (Hemerobiinen) u. a. Verdrängung der Luft aus genannten Teilen lässt denn auch deren Irisglanz und Schiller verschwinden.

Auch der Silberglanz der Fische ist solche **Interferenzfarbe**, hervorgerufen durch feinste Blättchen von Guaninkalk, und so sind der Beispiele mehr.

Bei optischen Farben, am auffälligsten bei den echten Schillerfarben, erscheint das horizontal gehaltene schillernde Objekt bei geradem Aufblick glanzlos, höchstens ist der Schiller nur in Spuren sichtbar, um erst bei schrägem Anblick in volle Erscheinung zu treten, und zwar mit wechselndem Farbenton und verschiedener Intensität, je nach dem Winkel, unter dem das Licht einfällt. Vielfach wird der optische Effekt durch einen dunklen Hintergrund schwarzen Pigmentes erhöht. Letzteres spielt ferner eine wesentliche Rolle bei den optischen Farben, die, ähnlich den Farbenerscheinungen einer Seifenblase, zustande kommen nach dem Prinzip der „Farben trüber Medien".

Zahlreiche Schmetterlinge verdanken ihre weissen und silberfarbenen Schuppen nicht einem entsprechenden Pigment, sondern eingeschlossener Luft. Lufthaltige Markzellen sind es auch, die das Blau und Grün der Vogelfedern zuwege bringen. Sie liegen in den Federästen der Fahne, aussen von einer dünnen, pigmentlosen Rindenschicht überzogen, während ihren Hintergrund eine Pigmentschicht bildet. Durch Reflexion des weissen Lichtes an den von Luftkanälen durchsetzten Wänden der Zellen entsteht die grüne Federfarbe, wenn der Hintergrund gelbes Pigment, die blaue, wenn der Hintergrund schwarzes Pigment enthält, wie wir es vom Eisvogel, von der Blaumeise, in voller Pracht aber von Tropenvögeln kennen (*Haecker*). Das Blau am Halse des Kasuars, an der Kehle des Frosches im Hochzeitskleid, ist gleichfalls optischer Art, da es nicht auf blauer Eigenfarbe beruht, sondern auf Durchscheinen dunklen Pigmentes durch die Hautdecke. Ist diesem optischen Blau ein gelbes Pigment unterlagert, so entsteht das Grün der Frösche und Eidechsen.

Endlich treten noch „**Oberflächenfarben**" auf, wie bei farbigen Metallen (Kupfer, Gold), deren Metallglanz stets die gleiche Farbe hat. Er beruht auf starker Lichtreflexion und Undurchsichtigkeit des Metalles. Je nach dem Winkel, unter dem das Licht einfällt, wechselt nur die Helligkeit und Sättigung der Farbe, nicht aber diese selbst, wie es bei Schillerfarben der Fall ist.

Abgesehen von den optischen Farben wird im übrigen die Färbung und Zeichnung bei der Mehrzahl der Tiere hervorgerufen durch **farbige Stoffe**, die dem Tierkörper als solchem angehören und durch ihn hervorgebracht werden. Seltener handelt es sich dabei um Eigenfarbe des Gewebes wie beim Chitin, das in dicker Lage, selbst bei übrigens farblosen Höhlentieren, braun gefärbt sein kann. Meist sind es **Tierpigmente**: Stoffe von sehr verschiedenem chemischem Bau, die eben hierdurch verschiedenfarbig sind. Gewöhnlich treten sie in **körniger** Form auf und zwar **in** den Zellen sehr verschiedener Gewebe. Haben diese insonderheit die Funktion Pigment zu führen, so nennt man sie **Pigmentzellen**. Mehr im speziellen heissen sie **Chromatophoren** wenn sie, dank einer hohen Kontraktilität, Ausläufer aussenden oder kugelförmig sich zusammenballen können.

Geformte Pigmente können auch **zwischen** den Zellen auftreten, wodurch bei Turbellarien, Crustaceen u. a. eine netzförmige Zeichnung entsteht. Häufig kommen auch **gelöste** Pigmente vor. Sie durchtränken bald gleichmässig den ganzen Zelleib, wie der Blutfarbstoff die Blutzellen der Vertebraten, oder sie treten in der Zelle in Tropfenform auf, z. B. im Fettkörper vieler

Gliedertiere. Die sog. Schmuckfarben (farbige Öltropfen) der Wasserflöhe sind für letzteres ein Beispiel.

Dass auch ausserhalb von Zellen gelöste Farbstoffe vorkommen, lehrt die farbige Körperflüssigkeit vieler Evertebraten und die verschiedenen gefärbten Drüsensecrete wie die Galle, das rote Hautsecret bei Hippopotamus und Halmaturus rufus, das blaue Secret der Wangendrüse der Zwerg-Antilope, das rote Secret der Seitendrüsen bei Tausendfüsslern, wie Blanjulus usw. Endlich können ganze Körperteile diffus gefärbt sein, z. B. verschiedene Quallen durch das violette Cyanein oder der bläuliche Schwanz vom Krebse Palaemon.

Der Vollständigkeit halber sei auch solcher Stoffe gedacht, die wir nicht Pigmente nennen, da sie eine deutlich ausgesprochene andere chemische Natur haben und nebenbei farblos sind. Trotzdem können sie die Färbung beeinflussen. So dankt die Landnemertine Geonemertes chalicophora ihre weisse Farbe zahlreichen Kalkkörperchen. Ähnliche Kalkkörperchen geben, in dicker Lage auftretend, manchen Erdschnecken (Limacinen) ein mattweisses Aussehen. Das ist auch der Fall bei dem im Sommer durchsichtigen Strudelwurm Mesostomum Ehrenbergii, der im Herbst mattweiss wird durch Ablagerung von pentagonalen Dodekaedern in der perivisceralen Flüssigkeit, in den Muskeln und in den Drüsen. Dass es sich hierbei um Stoffwechselprodukte handelt, ist noch deutlicher bei Landasseln, bei denen jederseits vom Darmkanal Guanin im Fettkörper sich ablagert, das durch die Haut durchscheinend eine helle Zeichnung zuwege bringt.

Ähnlich kann in vereinzelten Fällen Färbung und Zeichnung verursacht sein durch Stoffe, die als Nahrung oder gleichzeitig mit ihr aufgenommen wurden. Hierauf beruht z. B. die Medianlinie mancher Krebstiere, die dem durchscheinenden Darm entspricht, der mit dunklen Stoffen gefüllt ist. Dass die grüne Färbung häufig direkt von Chlorophyll abhängt, das von aussen dem Körper einverleibt wurde, wird uns später bei der „Symbiose“ beschäftigen.

Kehren wir zu den Pigmentfarben zurück, so fällt die nächstliegende aber schwierige Frage nach ihrem Wesen und ihrer Entstehung ausserhalb unseres Rahmens. Für unsere biologische Aufgabe interessieren uns zunächst die Hautpigmente; tiefer gelegene Pigmente aber nur insoweit als sie, durch den Körper durchscheinend, an dessen Färbung und Zeichnung sich beteiligen oder in anderer Weise eine Rolle spielen bei den Beziehungen des Tieres zur Aussenwelt. So scheinen, um nur ein Beispiel zu nennen, bei verschiedenen glashellen pelagischen Tieren die gefärbten Eingeweide durch, zuweilen sehr zu deren Nachteil. So traf ich unter den wenigen grossen Exemplaren von Carinaria, die ich im Indischen Archipel auf hoher See erbeutete, dass bei zweien derselben der auffallend gefärbte, prominente Eingeweideknäuel, vermutlich durch Seevögel, abgebissen war.

In den meisten Fällen entstehen die Pigmente der Haut wohl autochthon in dieser, zuweilen kommen sie aber erst auf Umwegen an ihren definitiven Ort. So lehrt die Entwicklung der Vogelfeder, dass die Zellen, welche die Federäste durch ihr Pigment färben, dies nicht selektiv aus der ernährenden Flüssigkeit erhalten. Aus letzterer nehmen es vielmehr bestimmte Pigment-Zellen von hoher Kontraktilität auf: eben die Chromatophoren, die schon oben ganannt wurden und durch die ganze Tierreihe vorkommen. Durch die

Ausläufer solcher Chromatophoren wird in unserem Falle den späteren Pigmentzellen der Federäste das Pigment erst mitgeteilt.

Ganz anderer Art ist wieder was *Graf* (1895) für den Blutegel Nephelis nachwies. Dessen dunkle Längsstreifen kommen durch cölomatische Wanderzellen zustande, welche von den Blutgefässen ausgeschiedene, schwarze Pigmentkörnchen aufnehmen und damit vollgeladen zur Körperoberfläche wandern, dem Reize des Sauerstoffs der Luft folgend (Oxytropismus). Ihr Weg zur Epidermis ist aber vorgezeichnet durch die Anordnung der Fasern des Hautmuskelschlauches; sie lagern sich eben da ab, wo sie auf ihrer Wanderung dem geringsten Widerstand begegnen: dieser bedingt also die Zeichnung.

Die Pigmentbildung in der Haut hat man am häufigsten auf Lichteinwirkung zurückgeführt. Tatsachen wie die Farblosigkeit vieler, in lichtlosen Räumen lebender Tiere gab hierzu Anlass, um so mehr als manche unter ihnen — z. B. Proteus der Kärntner Höhlen —, dem Lichte ausgesetzt, wieder Pigment erhalten. Die Bedeutung der Lichteinwirkung erhellt ferner aus dem Einfluss der Lichtbestrahlung auf die Färbung von freihängenden Puppen, namentlich von Tagfaltern, den besonders *Poulton* (1890) durch ingeniöse Versuche dargelegt hat. Er erinnert an photochemische Wirkung. Bekannt ist ja auch die Reaktion unserer Haut auf starke Bestrahlung. Sie äussert sich zunächst als Hautentzündung mit Ablösung von Epidermis; darauf folgt Pigmentation und weiterhin Unempfindlichkeit der gebräunten Haut für Sonnenlicht, gegen dessen Eindringen jetzt gewissermassen ein Schirm erlangt ist.

Auf solche Lichteinwirkung will man auch zurückführen, dass die dem Lichte zugekehrte Seite die dunklere, die entgegengesetzte (meist die Bauchseite) die hellere ist. Dafür spräche, dass beim Schiffshalter (Echeneis) umgekehrt die Bauchseite die dunklere ist, da diese ja dem Lichte zugekehrt ist, wenn er sich mit seiner dorsalen Saugscheibe festsaugt; ferner dass bei den Plattfischen die dem Boden aufliegende Seite meist farblos ist. Mit dieser Erklärung ist dann aber wieder im Streite, dass die an der Oberfläche der See lebenden Tiere zum grossen Teil farblos sind, trotzdem sie wie wenige andere unter dem Einfluss stärkster Belichtung stehen. Umgekehrt braucht man dann aus der Tiefsee nur an die sammetschwarze oder rote Farbe vieler Fische, an die violette mancher Holothurien, an die rote vieler Crustaceen zu erinnern, ferner an verschiedene in Holz, Erde, Früchten verborgene bunte Insectenlarven, um Tiere genannt zu haben mit reicher Pigmentierung, trotzdem sie in lichtlosen Räumen leben. Und nach *Kerbert* treten beim Hühnchen im Ei, etwa am 15. Tage, Pigmentzellen in der Lederhaut auf die bald wieder schwinden. Die Lichteinwirkung als Ursache der Pigmentbildung, in manchen Fällen so plausibel, lässt uns also in zahlreichen anderen im Stich.

Ähnlich ist es mit der Wirkung der Wärme gestellt. Wir werden später Fälle von Pigmentation kennen lernen, von denen das Experiment nachwies, dass sie unter dem Einfluss der Wärme stehen (Saisondimorphismus). Aber das weisse Winterkleid verschiedener Vögel und Säuger, sowie den Pigmentmangel arktischer Tiere lässt der eine durch niedrige Temperatur, der andere durch schwache Belichtung verursacht sein, während ein dritter von einer durch Naturzüchtung entwickelten Anpassung an den Schnee der Umgebung spricht.

Andere Färbungen hängen von der Nahrung ab. Bekannt ist, dass man durch Beifügung von spanischem Pfeffer zum Futter eine orangefarbene

Varietät des Kanarienvogels züchten kann, und unten (S. 407) werden wir die Heuschrecke Myrmecophana als Beispiel für den Einfluss der Nahrung auf Körperfärbung kennen lernen. Aber auch hierbei ist Vorsicht am Platz. Wenn z. B. das Braunwerden hungernder Frösche (Hungermelanismus), die bei Nahrungszufuhr wieder grün werden, als kausaler Zusammenhang zwischen Nahrungsmangel und Pigmentbildung erscheint, so darf nicht vergessen werden, dass es sich hierbei einfach um übermässige Expansion der dunklen Chromatophoren (Melanosomen) handelt, nicht um Alterieren der Pigmentation (S. 438).

Die Pigmente sind, allgemein gesagt, wohl in erster Linie Produkte des Stoffwechsels. Vieles spricht in der Tat dafür, dass Intensität der Färbung abhängig ist von der des Stoffwechels. Es ist ja eine althergebrachte Ansicht, dass Lebhaftigkeit der Färbung Zeugnis ablege von Gesundheit und Kraft; demgemäss begegnen wir denn auch bei der biologischen Färbung dem Ausdruck „Kraftfarben". Neuerdings wies denn auch *Tornier* (1907) die Abhängigkeit der Pigmentbildung in der Hautdecke der Amphibien von der Ernährung experimentell nach. Da ferner die Ernährung abhängig sei von der Blutzufuhr, sieht er (1904) hierin einen Weg zur Erklärung der Verteilung der Farben (des Farbenkleidmusters) bei Reptilien. Er führt dieselbe auf die stets wiederkehrenden Bewegungen zurück, die das Tier entsprechend Bau und Lebensweise ausführt. Dadurch erfahren gewisse Hautstellen eine häufige Querfaltung, was Verengerung der Blutgefässe an diesen Stellen zur Folge hat und dementsprechend geringere Ernährung derselben. Darunter leidet die Pigmentbildung und lässt die betreffenden Hautstellen heller erscheinen.

Allgemein sei hier angemerkt, dass der Sprachgebrauch vielfach Farbe und Färbung verwechselt, trotzdem sie Ursache und Folge sind. Färbung ist an Präexistenz der Farbe gebunden, aber beider Entstehung oft eine recht verschiedene. Dass sich die Färbung nur selten auf eine Ursache zurückführen lässt, dafür spricht, dass die Tiere desselben Wohngebietes, trotz der Verschiedenheit ihrer Lebensweise, vielfach eine gleichartige Färbung zeigen, wohl als Folge der Gleichartigkeit äusserer Faktoren: Klima, Belichtung, Futter.

Dafür spricht ferner der Melanismus, die Erscheinung, dass als Norm heller gefärbte Arten in verschieden zahlreichen Individuen eine mehr oder weniger schwarze Färbung des Farbentones aufweisen, ohne dass der artliche Zeichnungstypus verändert ist. Er ist von vielen Tiergruppen bekannt. Sein häufiges Auftreten bei heimischen Tieren im Jahre 1904 brachte *Simroth* (1905) in Verbindung mit der Wärme und Trockenheit jenes Jahres, und *Kammerer* (1906) stellte experimentell hohe Temperatur, Trockenheit und starke Lichtbestrahlung als bei Eidechsen Melanismus erzeugend fest. Da sich mit diesen Faktoren Zunahme der Lichtstärke, auch der chemischen Strahlen, verknüpft, so könnte man in der schwarzen Färbung auch einen erhöhten Schutz gegen diese sehen, womit sich auch die melanistischen Arten und Varietäten des Hochgebirges erklären liessen, falls es sich nicht einfach um Stoffwechselerscheinung handelt. Andere wollen ja eine Zunahme des Melanismus gerade in nassen Jahren beobachtet haben und betonen dessen Abhängigkeit von klimatischer Feuchtigkeit, wofür denn auch der Melanismus mancher Inselfaunen spräche (*Klunzinger* 1903). Und so sind der Ursachen mehr genannt, ebenso wie für den Albinismus, der auf Pigmentmangel beruht.

Hinsichtlich der wohlbekannten sexuellen Färbung weiss man längst, dass vielfach eine geschlechtliche Dimorphie dadurch zustande kommt, dass das beiden Geschlechtern gemeinsame Kleid der Jugend mit der Pubertät sich dahin differenziert, dass es beim Weibchen meist die geringste Abänderung erfährt, beim Männchen vielfach eine weit erheblichere. Damit ist ein sekundärer Geschlechtscharakter erworben, den *Darwin* durch geschlechtliche Zuchtwahl entstanden erklärte. Danach sollte das Weibchen eine Wahl treffen, aus den schönsten oder am charakteristischsten gefärbten Männchen, deren Vorzüge damit vererbt würden.

Gewiss gibt es Fälle, die solcher biologischer Erklärung zugänglich sind, ohne dass man an den Farbensinn und das ästhetische Gefühl des Weibchens und an die Geduld des Begattungsdranges beider Parteien zu hohe Anforderungen stellt. Im allgemeinen möchten wir aber in Geschlechtsfärbung nur Konstitutionsfärbung sehen, die in erster Linie unter dem Einfluss des Geschlechtsapparates steht (s. u. S. 471). Mit dessen Reifung kommt sie zur Ausbildung, unterbleibt bei Kastraten, wie sie ja auch bei Hermaphroditen fehlt. Wir dürfen hierbei wohl in erster Linie an eine „innere Sekretion“ der reifenden Geschlechtsdrüse denken. Dass deren Einfluss beim Männchen vielfach ein erheblicherer ist und namentlich bei Vögeln, Insecten, ferner bei verschiedenen Reptilien, Amphibien und Fischen das Hochzeitskleid des Männchens oder dessen Schmuckfarben hervorzaubert, ist in Übereinstimmung mit der körperlichen Präponderanz des Männchens im allgemeinen, mit seiner grösseren Fähigkeit fortschrittlicher Entwickelung. Diese äussert sich auch in der Evolution der Farben, die weiter unten zur Sprache kommt, wobei das Männchen vorgeht, ohne dass es sich um Erscheinungen handelt, die mit dem Geschlechtsleben zusammenhängen. So dürfte unserem Auge das bunte Weibchen der Gartenhaarmücke (Bibio) schöner erscheinen als das schwarze Männchen. Des letzteren Färbung ist aber wohl als die später erworbene anzusehen; beider Färbung aber wird im Wechselverkehr der Geschlechter ganz irrelevant sein, da man schwerlich den Weibchen der Insecten zutrauen wird, eine „Wahl“ unter den Männchen zu treffen.

Dann ist auch der Fälle zu gedenken, die bereits *Darwin* verzeichnet hat, in denen das Weibchen das Prunkkleid trägt. In solchen Fällen hat das Weibchen auch andere Charakterzüge des Männchens und *G. Entz* (1908) hat mit Recht darauf hingewiesen, dass dies nicht wundernehmen kann. Die Ausbildung des koloratorischen Apparates ist doch nur eine Äusserung des Einflusses der Geschlechtsdrüse auf den Organismus. Er äussert sich auch in anderen Teilen und bei höher entwickelten Tieren auch in psychischen Charakterzügen. Es liegt aber kein Grund vor, Eigenschaften, die wir als männliche bezeichnen, ausschliesslich mit der männlichen Geschlechtsdrüse kausal zu verbinden. Zahlreich sind ja die Fälle, in denen das Weibchen das grössere ist oder das kampfeslustigere, ohne dass sich damit sexuelle Färbung verbindet und häufig genug nimmt bei Fischen und Amphibien das Männchen die Sorge für die Brut auf sich, ohne dadurch sein männliches Prachtkleid einzubüssen.

Verschiedene Faktoren nannten wir, die bei der Entstehung und Entwickelung der Pigmentfarben eine Rolle spielen können; das Ursächliche derselben, namentlich auch der optischen Farben — selbst wenn uns die Mittel

bekannt sind, wodurch letztere erzielt werden — entzieht sich aber zurzeit fast vollständig einer mechanischen Erklärung (*Mandoul* 1903). Zugänglicher sind schon die Fragen nach der Bedeutung der Farben.

Die physiologische Bedeutung einzelner, wie der Blutfarbstoffe (Hämoglobin und Hämocyanin) hat man schon längst erkannt, desgleichen die nutritorische und respiratorische Funktion des Blattgrüns, das dem Tierkörper von aussen einverleibt wurde. Dasselbe kann auch andere Farbentöne annehmen und ist nach *Poulton* Bedingung für die Farbe mancher Schmetterlingsraupen.

Gräfin v. Linden (1903) meinte ferner nachweisen zu können, dass der rote und gelbe Farbstoff der Arten des Schmetterlings Vanessa, der respiratorische Funktion besitze, ebenfalls vom Chlorophyll der Pflanzenteile sich herleite, welche die Raupe frass. In grüngelber Modifikation werde dasselbe im Gewebe der Raupe abgelagert, um erst in der Epidermis des Schmetterlings in die rote Modifikation überzugehen.

Rein physiologische Farben sind ferner die Pigmente im sensoriellen Teil des Auges der Tiere. Und wenn auf S. 401 Belichtung als ein Reiz für Pigmentierung angesprochen wurde, so kann umgekehrt Pigmentierung eine Schutzeinrichtung gegen allzu starke Durchstrahlung des Körpers darstellen. Die Chromatophoren tiefverborgener Organe würden dann vielleicht den Körper schützen gegen die unsichtbaren Strahlen, die so tief durchzudringen vermögen. Dies würde auch erklären, dass bei Embryonen und Larven Chromatophoren vielfach zuerst in der Umgebung der Blutgefässe sich bilden, oder dass sie, wenn sie anderwärts entstanden, früh zu diesen wandern, um sie zu umhüllen (*Loeb* 1893). So kommt es, dass vielfach die erste Zeichnung dem Verlauf der Blutgefässe folgt und an diese gekettet ist.

Die eben ausgesprochene Hypothese sucht die biologische Bedeutung des dunklen Pigmentes z. T. darin, dass es bei vielen Tieren ein Schutz ist gegen Durchstrahlung, wie ihn auch die dunkle Haut tropischer Völker besitzt. In anderen Fällen, z. B. bei Amphibien, mag das Pigment Wärmestrahlen absorbieren und damit eine thermoregulatorische Fuktion haben, indem die pigmentführenden Chromatophoren sich kontrahieren oder expandieren je nach dem Maasse der Temperatur, dem das Tier ausgesetzt ist (S. 414). (*Weber* 1882.)

Die Bedeutung der Färbung für den Haushalt der Tiere ist damit im entferntesten nicht erschöpft und die Zukunft wird sicherlich vielen anderen eine uns zurzeit noch unbekannte Rolle zuweisen. Viele lassen sich aber nur als Konstitutionsfarben qualifizieren. Der verborgene Permutterglanz der Muschelschalen, das prachtvolle Irisieren der zeitlebens mit Schlamm bedeckten Borsten mancher Anneliden (Aphrodite), die Farbenpracht vieler sessiler Meerestiere, die bunten Farben versteckter Organe u. dgl. m. sind bedeutungslos für das Tier. Sie gehen aus dessen Konstitution hervor, so gut wie das prächtige Farbenspiel vieler Mineralien. Nicht dass nicht bei jeder Färbung die Konstitution das Erstbedingende ist; es gibt aber Farben rein morphologischen Charakters, denen wir weder eine physiologische noch auch eine biologische Bedeutung zuerkennen können.

Was die biologische Färbung anlangt, so hat sich ihrer der Darwinismus mit besonderer Vorliebe angenommen, dieselbe unter die Herrschaft der natürlichen und geschlechtlichen Zuchtwahl gestellt, ja diese Theorien zum Teil gerade

auf Färbung und Zeichnung der Tiere aufgebaut. Die natürliche Zuchtwahl wurde zur Erklärung der zweckmässigen Färbungen herangezogen, während die geschlechtliche Färbung unter dem Einfluss geschlechtlicher Zuchtwahl entstanden sein sollte. Mit Vorliebe hat sich dann die populäre Naturwissenschaft der biologischen Färbung bemächtigt und Begriffe wie sympathische, Schutz-, Schreck-, Erkennungsfarben, Mimicry sind Schlagwörter geworden, trotzdem kaum 2 Forscher über deren Inhalt gleicher Meinung sein werden. Wie auf wenig anderen Gebieten ist hier der anthropozentrische Standpunkt zum Worte gekommen, der den Tieren unsere Art der Sinneswahrnehmung, unseren Form- und Farbensinn, unser ästhetisches Gefühl, unsere Fähigkeit zu vergleichen und Erinnerungsbilder zu formen zuschreibt. Nur zu häufig vergass dieser Standpunkt, dass Raupen und Schmetterlinge, die für unser Auge die Baumrinde täuschend nachahmen, einem Vogel, der mit kurzsichtigen Augen die Rinde absucht, vermutlich ganz anders erscheinen. Er vergass, dass es für ein jagendes Säugetier, das sich durch den Geruch leiten lässt, gleichgültig ist, ob seine Beute dem Boden oder dem Grase gleicht; dass Insecten die Welt ganz anders aussehen muss als uns.

Meist nimmt man für die biologische Färbung an, dass sie aus geringfügigen Änderungen bestehender Färbung entstanden oder zufällig neu aufgetreten, für den Besitzer vorteilhaft war und in langsamer Steigerung durch Zuchtwahl gezüchtet sei. Namentlich seit *A. R. Wallace* unterscheidet man verschiedene Arten:

Schutzfärbung, beruhend auf Übereinstimmung in Färbung und Zeichnung mit der der Umgebung, wenigstens in dem Maasse, dass das Tier sich möglichst wenig von ihr abhebt, also eine der Umgebung sympathische Färbung hat, die es weniger sichtbar macht für Feinde und für Beute. Als Schutzfärbung gilt z. B. die Sandfarbe der Wüstenbewohner, die Bodenfarbe von Rebhuhn, Wachtel, Lerche, vieler Eidechsen und Schlangen; die grüne Farbe von Tieren, die in Gras und Laub sich aufhalten; die weisse Farbe von solchen, die zwischen Eis und Schnee leben u. dgl. m. Gewiss wissen viele Tiere sich diesen Schutz zunutzen zu machen. Dass andere dies nicht tun, tut der Tatsache der sympathischen Schutzfärbung ebensowenig Abbruch, als dass sie in zahlreichen Fällen fehlt und dass es z. B. dem blauen Polarfuchs, der kein weisses Winterkleid anlegt, nicht schlechter geht als seinen winterweissen Vettern.

Vielfach gesellt sich der Schutzfärbung weitere Ähnlichkeit auch in der Form mit den verschiedensten Objekten der belebten und unbelebten Natur, die häufig den Wert einer Schutzanpassung hat, in anderen Fällen aber wohl nur unserem Auge so erscheint.

In einer trefflichen Schrift hat *G. Entz* (1908) letztere unter dem Namen Pseudomimicry vereinigt im Gegensatz zur echten Mimicry. In ursprünglicher Fassung (*Bates*) bezog sich doch dieser Ausdruck nur auf Nachahmung von in irgend einer Weise geschützten Tieren durch andere wehrlose, die in demselben Bezirke wohnen, sich eben durch diese Nachäffung der fremden Farbe und Form von der Mehrzahl ihrer Verwandten unterscheiden, aber durch diese Maskierung die Vorteile der nachgeäfften Art, die häufig ganz anderer Familie angehört, geniessen. Diese Hypothese nimmt an, dass das Original-Modell

durch seine Bewaffnung, seinen ekelerregenden Geschmack oder Geruch ungeniessbar sei und der Nachstellung entgehe, Dank sei seiner auffälligen Färbung und Form, die seine Feinde sich merken, nachdem sie einmal üble Erfahrungen gemacht haben. Die Plagiatoren, die sich dieser Beschützung nicht erfreuen, täuschen dieselbe ihren Feinden vor, indem sie die Form, die Bewegungsweise, namentlich aber die Färbung der geschützten Modelle nachahmen. Da bereits geringfügige Veränderung in dieser Richtung den Imitator schützen, seine Aussicht auf Fortpflanzung und damit auf Vererbung seiner nützlichen Eigenschaft auf seine Nachkommen vermehren müsste, so nimmt die natürliche Zuchtwahl allmähliche Steigerung der Ähnlichkeit mit dem Vorbilde an.

Es handelt sich hierbei also um Warn- und Ekelfärbung, auch Trutzfärbung genannt. Deren Kenntnis muss demnach durch den noch unerfahrenen Feind erst erlernt werden und muss somit zunächst einem gewissen Prozentsatz der Geschützten immerhin das Leben kosten. Stillschweigend wird dabei angenommen, dass der Feind diese Färbung erkennt, und, einmal gewitzigt, sich ihrer erinnert, sowie ferner, dass er sich durch die Nachäffenden täuschen lässt.

In vielen Fällen, die uns als Mimicry erscheinen, wird aber der in Frage kommende Feind diesem Komplex psychischer Leistungen nicht genügen können. Andere Fälle werden wohl einfacher vor sich gehen. So gilt als Warnfärbung, dass manche giftlose Schlangen das auffallende Zeichnungsmuster von giftigen nachahmen und damit deren Schutz geniessen. Aber vor wem? Schlangenfressende Säuger, Vögel und Reptilien schonen auch die giftigen nicht und Beutetiere der Schlangen werden wohl jeder Schlange aus dem Wege gehen ohne erst auf deren Farben zu achten. Wieder andere Fälle scheinen besser begründet. Aber selbst das bekannte Beispiel, wonach ungeniessbare Tagschmetterlinge (Heliconiden z. B.) von geniessbaren (Pieriden) in Form, Farbe und Flug kopiert werden, um selbst immun zu werden, erfuhr durch andere Untersucher ganz andere Deutung. Damit soll die Bedeutung greller Färbung oder von Kontrastfarben als Warnungszeichen ungewünschter Beute nicht geleugnet, wohl aber verlangt werden, dass darauf zielende Experimente nur aus dem Verhalten der natürlichen Feinde Schlüsse ziehen. Wenn ein Huhn eine bunte oder haarige Raupe verschmäht, braucht es darum eine andere Vogelart nicht zu tun, noch weniger Schlupfwespen, denen eine Raupenfarbe ganz anders erscheinen wird. Kritik muss uns vor anthropozentrischer Auffassung behüten, namentlich auch bei den sog. Schreckfarben. So soll das Abendpfauenauge durch plötzliches Spreizen der Flügel, wobei die Augenflecke der Hinterflügel zutage treten „den Angreifer schrecken, indem sie ihm den Kopf eines viel grösseren Tieres vortäuschen". Sollte das plötzliche Spreizen der Flügel, die energische, rhythmische, wippende Bewegung, die neuerdings *Japha* von der Trutzstellung des Abendpfauenauges beschrieb und das leuchtende Rot des Augenfleckes nicht das Schreckmittel sein, ohne dass vom Angreifer das Unwahrscheinliche verlangt wird, in menschlicher Weise ein Bild zu sehen?

Der Begriff der Mimicry in obengenannter Fassung wurde allmählich ausgedehnt auf verschiedenste Nachahmung der Umgebung, falls sie dem Imitator den Vorteil brachte, ihn der Aufmerksamkeit seiner Feinde zu entziehen.

In dieser Beziehung sei erinnert an das Seepferdchen Phyllopteryx, das durch seine zerfetzten Körperanhänge täuschend Algen gleicht, zwischen denen es sich aufhält (Fig. 13). Weitere Musterbeispiele finden sich ebenfalls unter Pflanzennachahmern. Namentlich *Poulton* hat dargelegt, wie Spannerraupen durch Form, Färbung und unbewegliche Haltung bei nahender Gefahr ein Ästchen täuschend nachahmen. Berühmt sind die Stabheuschrecken (Phasmiden), deren Ähnlichkeit mit dem Zweige, auf dem sie sitzen noch erhöht wird durch ihre unbewegliche Haltung; ferner die als „wandelndes Blatt“ bekannten Blattheuschrecken (Phyllium etc.). Das meiste Aufsehen erregen aber die ostindischen Blattschmetterlinge (Kallima), wenn sie im Museum auf einem, zur Not europäischen, Pflanzenzweig mit dürren Blättern zur Schau gestellt werden, die geschlossenen

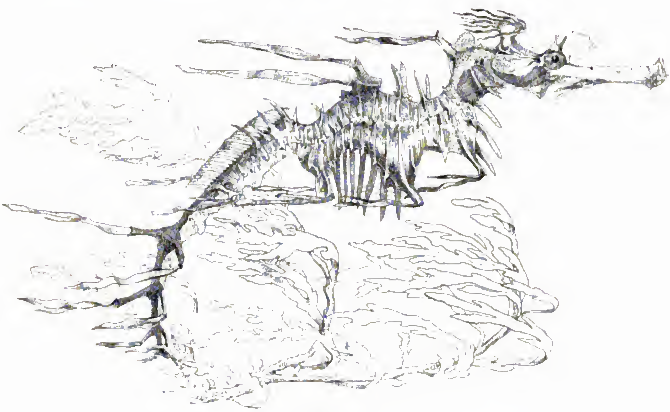


Fig. 13.

Phyllopteryx eques zwischen Algen. (Nach *Günther*.)

Flügel in der Richtung der benachbarten Blätter, deren Form, Farbe, Nervatur, selbst Pilzflecken täuschend nachahmend. Die Frage ist nur, ob solche Schaustellung auch der Natur entspricht, ob der Schmetterling also zur Ruhe einen Ast mit dürren Blättern aussucht. Das wird verneint, neuerdings noch von *Piepers* (1903) und *B. Dean* (1902), die den dunklen Falter, auf grünem Blatte ruhend, gerade auffallend fanden. Weit treffender ist die Harmonie zwischen dem Färbungscharakter der Flügel vieler Schmetterlinge auf der Seite, die in der Ruhe sichtbar ist, mit der Färbung des gewohnten Ruheplatzes (*Standfuss* 1894, *Oudemans* 1903). Sie soll später noch zur Sprache kommen ebenso wie die von *Vosseler* (1908) beschriebene transformative Mimicry bei Myrmecophana. Diese ostafrikanische Heuschrecke imitiert nämlich in ihren ersten 4 Larvenstadien Ameisen, auch in Gebaren und Lebensweise, in den 2 letzten

Stadien und als Imago aber Pflanzenblätter mit entsprechendem ruhigen Benehmen. Hierbei ist offenbar die veränderte Nahrung von Einfluss.

Unerwähnt dürfen endlich die maskierten Krabben (Stenorhynchus u. a.) nicht bleiben, welche die Rückenfläche ihres Panzers und ihrer Beine mit abgepflückten Stückchen von Schwämmen, Algen, Hydroidpolypen u. a. besetzen, die durch eigentümliche, hakenförmig gekrümmte Haare festgehalten werden. Experimentell wies *Aurivillius* (1889) nach, dass diese Maskierung der Umgebung entspricht und ihr sich anpasst[1]).

Sehen wir uns die biologischen Färbungen im Zusammenhang an, so darf man zunächst im Hinblick auf die sympathische Färbung, die ja die wichtigste und verbreitetste unter ihnen ist, nicht vergessen, dass vieles schon jetzt darauf hinweist, dass der Organismus auf farbige Beleuchtung durch Erzeugung entsprechender Pigmente antwortet. *Poulton* wies experimentell nach, dass bei gewissen Raupen im mittleren Stadium ihrer Entwickelung die Haut empfänglich ist für Farbeneindrücke, was sich entsprechend äussert in der Farbe der Hautdecke der Puppe. Und nach *Vosseler* kopieren Wüstenheuschrecken kurz nach der Häutung ganz allmählich die Färbung ihrer Umgebung, um sie beizubehalten bis zur nächsten Häutung. Solche Reaktion des Organismus ist ursprünglich nicht „biologischer" Art, obwohl sie es werden kann, wenn die Selektion sich ihrer bemächtigt.

Zweitens erhält man den Eindruck, dass es vielen Tieren eine Befriedigung ihres Lustgefühls ist, sich in solche Umgebung gebracht zu haben, deren Grundfarbe mit der eigenen oder mit ihrem „Farbengeschmack" übereinstimmt; wie ja auch unser Farbengeschmack uns die eine farbige Umgebung vor der anderen vorziehen lässt.

Damit ist gesagt, dass Tiere Farben sehen, wenn auch nicht in welchem Umfang. Stillschweigend wird aber doch auch angenommen, dass ein Tier die betreffende Farbe sieht, durch die es gewarnt, getäuscht, oder seitens seiner Artgenossen angelockt werden soll. Das Farbensehen seitens der Tiere liefert aber unserer Erkenntnis grosse Schwierigkeiten. Aus dem Bau der Sehzellen lässt sich nicht erschliessen, ob und inwieweit sie spezifisch reizbar sind für Ätherwellen verschiedener Länge. Experimente *(Lubbock, Graber)* lieferten keine eindeutigen Resultate. Sie stellten Farbensinn für manche Tiere fest, aber nicht dessen Qualität und Umfang, wohl aber, dass für uns unsichtbare ultraviolette Strahlen auch in diffusem weissem Licht empfunden werden[2])

[1]) Leider erhielt ich erst bei der Drucklegung Kenntnis von den inhaltreichen Untersuchungen über diesen Maskierungsinstinkt durch *R. Minkiewicz.* Zoolog. Jahrb. Abt. f. Systemat. XXVIII. 1909. p. 155.

[2]) Sie führten neuerdings zur der Annahme (*Minkiewicz*), dass die Empfindung von weissem Licht unabhängig sei von chromatischer Perzeption. Erst während der Drucklegung wurden mir die wichtigen Arbeiten von *R. Minkiewizy* (Zool. Jahrb. Systemat. XXVIII, 1909) bekannt, die in dem Nachweis eines Tierchromotropismus gipfeln, d. h. einer eigenartigen Wirkung von farbigen Strahlen und Flächen auf die Bewegungen der Tiere, wodurch deren Richtung bestimmt wird. Der Chromotropismus ist unabhängig vom gewöhnlichen Phototropismus, von der einfachen Lichtstärke. Er lässt das Tier sich dem Milieu zuwenden, dessen Farbe es selbst an seinem Körper trägt. Aus den vielen Ergebnissen von *Minkiewicz* sei der Chromotropismus besonders hervorgehoben, da er, auf genauen Experimenten gegründet, meinen hier vorgetragenen Überlegungen Vertiefung, Ausdehnung und Stütze verleiht

Auch der Farbensinn blumenbesuchender Insecten unterliegt weitgehenden Kontroversen, aus denen aber wohl das hervorgeht, dass es Insecten gibt, denen er abgeht, andere (Bienen, Hummeln, Wespen) die ihn besitzen, wenn auch nicht im Maasse unseres Farbensehens. Weitere Einsicht erhalten wir vielleicht auf folgendem Umwege.

Unten werden wir der sympathischen Färbung begegnen, die farbenwechselnde Tiere erzielen durch Lageveränderung vorgebildeter Pigmente. Es lässt sich nachweisen, dass solcher Wechsel der Färbung häufig vermittelst der Augen zustande kommt, durch welche das Tier die Grundfarbe der Umgebung erkennt und seine eigene damit in Übereinstimmung bringt. Dasselbe kann bei beweglichen Tieren mit nur trägem Farbenwechsel oder ohne diesen, z. B. bei Tagschmetterlingen, dadurch erzielt werden, dass sie Orte ihrer Umgebung, deren Grundfarbe mit der eigenen übereinstimmt, mit Vorliebe besuchen, um zu ruhen. Entspricht dies dem Optimum ihres Lustgefühls (s. o.), so ist durch diese sympathische Färbung von Umgebung und Tier des letzteren Schutzfärbung realisiert; sticht es dabei auffallend wenig von seiner Umgebung ab, so wird dies vielfach den Eindruck einer Nachahmung machen. Diese artliche „Lieblingsfarbe" kann dann auch Erkennungsfarbe der Artgenossen sein.

Daraus folgt nicht, dass alle solche Tiere Farben sehen. Sie werden genau so handeln können, wenn sie nur diese eine Farbe sehen, oder diese für sie die lichtstärkste ist.

Dieser Ansicht fehlt die anatomische Begründung nicht. Im allgemeinen werden wir doch von Tieren mit Schutzfärbung und Nachahmung verlangen müssen, dass sie selbst gut genug sehen, um die Gegenstände, die sie nach Form und Farbe nachahmen, unterscheiden zu können. Dieser Ansicht entspricht, dass beide Erscheinungen eigentlich nur bei Arthropoden und Vertebraten auftreten. Man wird *Doflein* (1908) beipflichten, dass ausserdem nur noch bei Echinodermen, Würmern und Mollusken wenige unsichere Fälle vorliegen. Er bringt das in Verbindung mit der hohen Ausbildung der Instinkte und Sinnesorgane bei Vertebraten und Arthropoden. Auch würde dafür sprechen, dass wir unter Mollusken Schutzfärbung gerade unter den Tintenfischen, den einzigen mit hoher Ausbildung der Augen, antreffen. Nun unterscheiden sich aber die Sehwerkzeuge der genannten Tiere prinzipiell in der Lage der Endorgane des Sehnerven. Im Wirbeltierauge sind die lichtperzipierenden Elemente vom Lichte abgewendet und unterscheiden sich damit von allen übrigen Sinneswerkzeugen, bei denen ja stets die Endorgane des Sinnesnerven dem äusseren Reiz zugewendet sind und diesen in der Richtung seiner weiteren Fortleitung durch den Sinnesnerven empfangen. Letzterem Schema entspricht aber das Auge der übergrossen Mehrzahl der Wirbellosen. Diesem prinzipiellen Unterschied muss die Leistung der Augen bei Vertebraten und Arthropoden entsprechen, auch hinsichtlich des Farbensinnes. Bezüglich dieses Sinnes kommt *Raehlmann* (1907) zum Schluss, dass für Tiere mit zusammengesetzten Augen, also für Insecten und Crustaceen, für Tiere also, welche Musterbeispiele sind für biologische Färbung und die Ausgangspunkt waren für den Begriff der Mimicry, dass für diese Tiere das zur Empfindung gelangende Licht farbig, unter Umständen monochromatisch einfarbig ist. Er vergleicht es mit unserem

Farbensehen durch ein gefärbtes Glas, wobei Weiss und die dem Glase gleichfarbigen Gegenstände am lichtstärksten sind.

Wenden wir dies auf unsere auf voriger Seite als Beispiel genommenen Tagschmetterlinge an, so könnte es ihre eigene Grundfarbe sein, die sie allein oder am lichtstärksten wahrnehmen, die sie ihre Artgenossen erkennen lässt, sie zu Ruhepunkten leitet, die ihnen sympathisch gefärbt sind, und denen sie mimetisch gleichen.

Für diese Betrachtung ist von Bedeutung auch das Verhalten der Tiere in der Flucht. Beobachter der lebenden Natur werden *Doflein* (1908) zustimmen, dass es von zweierlei Art ist. Tiere beweglichen Charakters, mit schneller Locomotion und meist auch mit guten Sinnesorganen, fliehen ins Weite. Langsame Tiere suchen ihr Heil im Versteck, stellen, angegriffen, sich tot und unterdrücken möglichst jede Bewegung. Bewegung wird ja überhaupt weit eher gesehen als Form und Farbe. Vielfach wird aber ein langsames Tier erst dann mit Erfolg sich der Aufmerksamkeit seines Feindes entziehen, wenn seine Ruhestellung eintritt in einer Umgebung, die seiner eigenen Färbung sympathisch ist (Schutzfärbung) oder die es auch anderswie nachahmt (Mimicry). Das Betragen vieler Tiere weist denn auch darauf, dass ihr Fluchtreflex sie solcher Umgebung zuführt. Überzeugend lehrt dies Beobachtung verfolgter Krabben auf Korallenriffen. Die schnellfüssigen unter ihnen eilen ins Weite schiessen unter Korallenblöcke; die trägen aber stellen sich tot, kriechen zwischen Korallengrus, dem sie gleichen oder klammern sich unbeweglich auf ihnen gleichgefärbten Gegenständen an, als kennten sie ihre Verkleidung. Einem feindlichen Auge, das nur Bewegung sieht, sind sie entzogen, auch einem solchen, das, wenn auch beschränkt, Form und Farbe sieht. Diese Art des Fluchtreflexes fordert aber vom Flüchtling, dass er ein Unterscheidungsvermögen habe für die schützende Umgebung.

Damit kommen wir auf unsere obige Darlegung zurück. Sie besagt mit der nötigen Vorsicht, vorgeschrieben durch unsere geringe Kenntnis vom Farbensehen der Tiere, dass es unter ihnen farbenblinde gibt. Andere sehen nur beschränkt Farben, häufig vielleicht nur eine, oder diese ist ihnen die lichtstärkste. Ist diese ihre eigene, so wird Aufenthalt in einer sympathisch gefärbten Umgebung sie beruhigen, ihnen das Optimum des Lustgefühls verschaffen, oder wie man es sonst ausdrücken will. Die sympathische Farbe wird damit eine Zugkraft auf das Tier ausüben; sie wird das entsprechend gefärbte Tier der Wüste in dieses lichtstarke Gebiet zurück treiben, wenn es an den Rand des Waldes gelangt, sie wird umgekehrt in dessen Dunkel den ebenfalls entsprechend gefärbten Waldbewohner festhalten; sie wird das bewegliche Tier seine sympathisch gefärbte Umgebung aufsuchen lassen, es sei als Ruhepunkt, es sei als Versteck. Dadurch sind die Vorteile einer Schutzfärbung erreicht und wird der Zusammenhang zwischen Tier und Umgebung gegeben, der uns häufig als Nachahmung erscheint. Ein Reflex, wenn man will, sein „Farbengeschmack", vielleicht ein Tropismus[1]), der dem Heliotropismus nahe stehen könnte, treibt das Tier der Farbe zu, die ihm die lichtstärkste oder anderswie sympathische ist. Natürliche

[1]) Inzwischen hat *Minkiewicz* den Chromotropismus nachgewiesen (S. 408)

Zuchtwahl hat diesen Reflex zu einer Artgewohnheit gefestigt, da er günstig war für das Schutzbedürfnis in protektivem, eventuell auch in agressivem Sinn.

Ohne dass sich eine scharfe Definition geben lässt, will der Begriff der Färbung, in erster Linie den Farbenton, dessen allgemeinen farbigen Eindruck hervorheben. Demgegenüber wird man unter Zeichnung im allgemeinen verstehen die Verteilung der Farben nach Form und Vorkommen auf der Oberfläche, deren Grundfarbe sie gewissermassen aufgetragen sind. (*Werner* 1894). Vielfach wird die Farbe, welche die grösste Ausdehnung besitzt oder die hellere ist, als Grundfarbe erscheinen. Das hängt aber von der jeweiligen Tiergruppe ab und wird sich in dieser entscheiden lassen durch Feststellung, welche Färbung sich als die primitivste erkennen lässt.

Färbung und Zeichnung zeigen eben Evolution, die bestimmten Bahnen folgt. Schon gleich die Schutz- und Trutzfarben fordern diese, wenn man sie durch Selektion oder durch ein anderes Entwickelungsgesetz aus geringen ererbten Anfängen entstanden sich denkt. Sehr weit ist die Farbenevolution durch *Simroth* (1896) und *Piepers* (1903) aufgefasst. Ihnen ist Rot die Urfarbe der Tiere, der dann die weiteren in der Reihenfolge des Spektrums folgten, wobei nach *Simroth* die Skala meist nur bis Grün reicht. Er leitet das Rot von der Farbe des Sonnenlichtes ab, das die dichtere, wasserreiche Atmosphäre entlegener geologischer Zeit allein durchliess. Bei zahlreichen Tieren meint er es als Relikt wiederzufinden, häufig nur noch in ihrem Larvenzustand. So entschlüpft das durch Chlorophyll grün gefärbte „wandelnde Blatt" als rote Larve dem Ei.

Danach wären also die als Lipochrome bekannten roten und gelben Farbstoffe die ursprünglichen. Für Amphibien und Reptilien sind es aber die dunklen Melanine. Sie verleihen den Jungen der letzteren die braune Färbung, die viele Weibchen bewahren, auch wenn die Männchen bunt sind. Häufig wird aber die braune Zeichnung der Jugend im Alter bläulich, ähnlich wie dies auch bei unseren Raubvögeln u. a. der Fall ist. Auch für *Haecker* (1901) hebt die Entwickelung der Buntfärbung der Vogelfedern durch Pigmente mit Braun an, das durch Albinismus weiss, durch Melanismus schwarz werden kann. Wird das Melanin durch gelbes Lipochrom verdrängt, so entsteht Grünfärbung, in weiterem Fortschritt Gelb, endlich Rot.

Was nun insonderheit die Zeichnung anlangt, so kommt sie meist durch Pigmentfarben zustande, gewöhnlich durch solche, die in eigenen Pigmentzellen liegen. Was deren Anordnung derart regelt, dass sie eine für die Art typische, mehr oder weniger feststehende Zeichnung hervorruft, ist für Amphibien, Reptilien und einzelne Fische mit grosser Wahrscheinlichkeit dahin beantwortet, dass wenigstens die anfängliche Zeichnung unter dem Einfluss der Blutgefässe zustande kommt. Auch *Tornier*, wenn auch von anderer Überlegung ausgehend, kettet die Pigmentverteilung indirekt an die Blutverteilung (s. S. 402).

Das Anfangsstadium der Zeichnung ist wiederholt als ein längsgestreiftes erkannt, z. B. bei der jugendlichen Larve unserer heimischen Tritonen, um bei der älteren Larve in Fleckung überzugehen (*v. Linden* 1900). Sie fügen sich damit dem Entwickelungsgesetz der Tierzeichnung, das nach *Eimer* (1882) dahin lautet, dass die Färbungselemente ursprünglich in Längsstreifen angeordnet waren; dass diese Längsstreifen weiterhin zu Flecken sich auflösen, woraus

dann wieder quergestreifte Formen hervorgingen, die schliesslich zu einfarbigen führen konnten. Die Einfarbigkeit könnte aber auch direkt aus Längsbinden entstehen. Unter den Raubtieren z. B. zeigen die phylogenetisch alten Zibethkatzen Längsstreifung, die ja als altes Erbteil auch bei den Jungen von Tapir und Schwein immer wieder auftritt, obwohl sie erwachsen ohne Streifen und Flecken sind. Fleckenreihen haben dagegen Jaguar, Leopard und der junge Löwe; Querstreifung der Tiger; Einfarbigkeit Löwe und Puma.

Man hat das Gesetz mit Erfolg angewandt auf Vögel, Reptilien, manche Abteilungen von Amphibien, Schmetterlinge und Mollusken. Man hat auch nach biologischen Faktoren gesucht, welche die Erhaltung der alten, das Auftreten der neuen Zeichnung erklären sollten. Dies bleibe zukünftigen Studien überlassen. Nur sei angemerkt, dass Umbildung der Zeichnung nicht immer im Sinne einer sich weiterbildenden grösseren Vollkommenheit, sondern auch als Vereinfachung statthat (*Zenneck* 1894).

Färbung und Zeichnung unterliegen vielfach einem Wechsel im Leben des Individuums. Hierbei kann das Alter eine Rolle spielen, jedoch nur selten als Senilitätserscheinung (Grauwerden). Häufig dagegen ändert sich das Farbenkleid der Jugend z. B. das Nestkleid der Vögel oder die bereits genannte fleckige Zeichnung der Jungen des später einfarbigen Tapirs und Schweines. Dies fällt unter den Begriff Farbenevolution; so auch die vielen Fälle sexueller Färbung, für die wir oben (S. 403) das Jugendkleid als Ausgangspunkt kennen lernten. Nur selten gelingt es, das Jugendkleid sowie das Kleid des älteren Tieres in Beziehung zu bringen zu biologischen Verhältnissen wie im früher (S. 407) besprochenen Falle transformativer Mimicry von Myrmecophana.

Anderer Art ist die Erscheinung des jahreszeitlichen Farbenwechsels. Wie er sich bei winterweissen Tieren (Wiesel, Hermelin, Eisfuchs, Schneehase, Schneehuhn, Schneeammer) äussert, kam schon zur Sprache (S. 401), nur blieb es fraglich, ob dabei die Temperatur oder aber andere Faktoren von Einfluss seien. Der Einfluss der Temperatur kommt zur Geltung bei einer Anzahl Schmetterlingen, die jährlich 2 Generationen zeitigen, von denen aber die eine in den Sommer, die andere in den Winter fällt mit dementsprechender Verschiedenheit, namentlich in der Färbung. Seit *Wallace* nennt man dies Saisondimorphismus und kennt ihn am längsten von Vanessa levana-prorsa, die man anfänglich für 2 verschiedene Schmetterlingsarten (V. levana und prorsa) hielt. Im Sommer fliegt die Prorsa-Generation. Aus ihr entsteht die als Puppen überwinternde und etwa im April ausschlüpfende Winter-Generation: Levana. Beider Raupen ernähren sich ausschliesslich von Brennnesseln; Einfluss der Nahrung fällt damit weg. Zahlreiche Experimentatoren[1], unter ihnen vor allen *Standfuss*, zeigten dann, dass Beeinflussung der Puppen durch künstliche Kälte die Wintergeneration, durch künstliche Wärme die Sommergeneration hervorruft. Auch gelang es durch diese Temperaturreize von einer Schmetterlingsart Lokalformen in andere umzuwandeln, die je nachdem südlicheren oder nördlicheren Wohngebieten angehören. Durch Kälte wurde z. B. die schweizerische Vanessa urticae in die lappländische Varietät polaris

[1]) Über deren Arbeiten *Gräfin von Linden* eine Übersicht gab im Zool. Centralbl. IX. 1902. p. 581.

Stdgr.; durch Wärme Papilio podalirius in die süditalienische Varietät zanclaeus umgeprägt. Auch gegenteilige Experimente haben noch nicht die Ansicht erschüttern können, dass es sich hierbei um spezifische Einwirkung von Wärme und Kälte auf Färbung und Zeichnung handelt.

Jahreszeitlicher Farbenwechsel kann sich auch causal verknüpfen mit der Periodizität des Geschlechtslebens. Vielfach legen die Tiere mit der periodischen Reifung der Geschlechtsprodukte ein Hochzeitskleid an (S. 473), meist nur das Männchen, jedenfalls ist es bei ihm prächtiger. Selbst bei so niedrigen Tieren wie Schwämme beobachtete *Keller*, dass bei der braungelben Chalinula fertilis das geschlechtsreife Weibchen rosafarben wird. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien kommt ein Hochzeitskleid durch stärkere Pigmentation, häufig auch durch hohe Reizbarkeit der Chromatophoren zustande.

Anders das Hochzeitskleid der Vögel. In unserer Fauna legen sie es mit der Frühjahrsbrunst an. Sein Entstehen erklärt sich einfach, wenn neben der Herbstmauserung auch eine sichtbare Frühjahrsmauserung (S. 345) auftritt. Die hochzeitliche Umfärbung kann aber auch ohne letztere geschehen und gab damit Anlass zu vielen Kontroversen. Erneuerte Pigmentation der einmal bestehenden, ausgebildeten Feder ist ja ausgeschlossen. Die im Winter zerschlissenen, verbleichten Enden der Federn fallen aber im Frühjahr ab und enthüllen damit bis dahin bedeckte Federteile, auch tritt ungemerkt partielle Mauserung auf, wodurch sich die Entstehung des Prachtkleides erklärt.

An das Hochzeitskleid schliessen sich Erscheinungen an, die man geschlechtliche Reizfärbung nennen könnte, da sie nur verständlich werden, wenn man annimmt, dass sie auf das andere Geschlecht sexuell reizend wirken, was doch auch wohl z. T. vom Hochzeitskleid gelten wird. Darunter fällt z. B. bei manchen Affen die rote und blaue Färbung der Gesässschwielen, ferner der Anal- und Genitalgegend, die während der Brunst bei den Weibchen einzelner Arten enorm anschwillt; dann die nackten buntgefärbten Schwielen im Gesicht der Männchen derselben u. dgl. m.

Unter Farbenwechsel im engsten Sinne versteht man den schnell vor sich gehenden Wechsel der Färbung und Zeichnung, der bedingt ist durch Lage- und Formveränderung von Chromatophoren. Sind sie die einzigen Farbenelemente der Haut, so breiten sie „expandiert" einen dunklen Mantel über die Haut, der bei ihrer Kontraktion wieder schwindet. Meist aber lagern die Chromatophoren zwischen oder über verschiedenfarbigem Pigment der Lederhaut. Da sich hierzu Pigmentation der Epidermis oder einfach die optische Wirkung der Epidermis als „trübes Medium" hinzugesellen kann, so entsteht damit ein Apparat der chromatischen Hautfunktion, der raschen und vielseitigen Wechsel der Färbung und Zeichnung hervorzurufen vermag. Im Detail bietet er bei farbenwechselnden Crustaceen, Tintenfischen und Wirbeltieren grosse Verschiedenheit wie *v. Rynberks* Übersicht gründlich darlegt (1906). Was aber seine Wirkung anlangt, so wird er bei fast allen in Funktion gesetzt einmal durch den direkten Reiz des Lichtes, dann auch indirekt durch dasselbe; ferner durch Tast- oder andere Reize, die durch Sinnesorgane den Hautnerven übermittelt werden und das Chromatophorenspiel in Wirkung setzen.

Unzweifelhaft hat zunächst *Pouchet* (1876) festgestellt, dass die farbige Beschaffenheit des Bodens die Hautfärbung der Fische beeinflusst. Auf schnellen

Wechsel der Umgebung tritt bei ihnen entsprechender sympathischer Farbenwechsel ein, der bei häufiger Übung die chromatische Übereinstimmung zwischen Umgebung und Fisch schneller zustande kommen lässt. So bedecken Flunder und Seezunge auf steinigem Boden ihre eintönig gefärbte Haut mit Flecken, die auf einfarbigem Boden wieder schwinden. Diese chromatische Funktion geschieht reflektorisch auf den Lichtreiz der Umgebung, der vom Auge aufgenommen und dem Nervensystem übertragen wird. Damit ist die Fähigkeit einer Schutzfärbung gegeben, die mit Erblinden des Fisches erlischt. Ähnliches gilt auch für die komplizierte Chromatophorenfunktion verschiedener Krebse (*Keeble & Gamble* 1904) und der Tintenfische. Das berühmte Farbenspiel der letzteren wird aber ausser reflektorisch durch den Lichtreiz auf die Augen auch durch Tastwahrnehmung der Saugnäpfe ausgelöst. Auf felsigem Boden ist diese Wahrnehmung von dunkler, auf sandigem Boden von heller Färbung begleitet. Letztere Färbung steht endlich auch unter direktem Einfluss der Belichtung. Dieser Einfluss macht sich auch auf die Chromatophoren anderer Tiere geltend und erzielt damit sympathische Färbung derselben mit ihrer Umgebung; oder aber der Lichtreiz wird Anlass zu Expansion der Chromatophoren, die damit einen Schirm gegen Durchleuchtung des Körpers bilden, wie auf S. 404 zur Sprache kam. Dort wiesen wir auch darauf, dass der komplizierte Farbenwechsel unserer Frösche, der nur z. T. als Farbenanpassung erscheint, vielleicht thermoregulatorisch wirkt. Hält man nämlich einen Laubfrosch in der warmen Hand, so wird er gelb, da die schwarzen Chromatophoren in maximaler Kontraktion das gelbe Hautpigment durchscheinen lassen; in trübem Wetter expandieren sie sich dagegen zu einer dunklen Lage, welche Wärmestrahlen absorbiert und die Temperatur des Frosches erhöht; bei gutem Wetter aber, im Laube, erscheint er adaptiv grün durch optische Färbung, hervorgerufen durch sein gelbes und schwarzes Pigment. Licht- und gleichzeitig Tastreize sind es wohl auch, die in immer noch fraglicher Weise den vielbesprochenen schnellen Farbenwechsel des Chamaeleon hervorrufen (*Brücke*). Jedenfalls verleiht er dem Chamaeleon sympathische Färbung mit der jeweiligen Umgebung. Er hat aber hier ebenso wie bei einzelnen anderen Tieren vermutlich noch andere Bedeutung als nur die einer Farbenerscheinung.

---

6. Kapitel.

Lautäusserungen der Tiere.

Die Lautäusserungen der Tiere spielen eine weit grössere Rolle als man gemeinhin denkt, und mit Unrecht werden manche, wie die Fische, für durchaus stumm gehalten. Zweifelsohne entgeht uns die Lautäusserung anderer, da sie für unser Ohr zu hoch liegt. So hört mancher mit stumpferem Gehör die hohen Töne unserer Fledermäuse nicht mehr und nur wenige die noch höheren Töne wie sie Ameisen z. B., einem Schrillorgan entlocken.

Der meisten Modulation fähig ist diejenige Lautäusserung, die insofern mit Recht vokale Lautäusserung heisst, als sie wie bei Mensch und Säugern auf Aus-

stossen von Luft aus den Lungen beruht, wodurch Stimmbänder oder andere Teile des Kehlkopfes in Schwingung geraten und Resonanz vielfach mitwirkt. Bei Schlangen und Schildkröten handelt es sich dabei um Ausstossen von Luft durch die enge Glottisspalte, wodurch das Zischen derselben entsteht, das auch manche Eidechsen verlauten lassen. Unter ihnen erreicht der Gecko schon eine höhere Stufe wie bereits sein Name besagt, den er seinem Rufe entlehnt. Weit bedeutungsvoller ist schon die in einer einfachen oder doppelten Schallblase der Rachenschleimhaut erzeugte Stimme der Frösche und Kröten, die als Paarungsruf die Geschlechter vereinigt. Noch einen Schritt weiter, erscheint die Stimme vieler Säuger als Äusserung verschiedener Affekte. Sie kann beim selben Tier dementsprechend verschieden sein, wie das artikulierte Miauen der Katze, die um Einlass frägt, ihr Schnurren aus Wohlbehagen, ihr Kreischen in der Wut und ihre berüchtigten Liebeslieder unter Leitung des Katers zur Genüge beweisen. Ähnlich entspricht die Verschiedenheit des Wieherns des Pferdes und sein Angst- und Todesschrei der Verschiedenheit der Affekte.

Offenkundig dient bei vielen Tieren die Stimme als Lockruf; so namentlich bei Herdentieren. Aber auch bei ihnen ertönt sie vielfach nur zur Paarungszeit, namentlich seitens des Männchens, wie der Hirschruf. Demgegenüber ist bekannt wie die Ricke durch ihr Blatten den Rehbock lockt. Wieder bei anderen ist sie Warnungsruf für die Genossen, wie der bekannte Pfiff des Murmeltieres, das seinen Kameraden die drohende Gefahr mitteilt.

Als Mittel zur Bewerbung wird die Stimme bei Säugern wohl nur selten benutzt. Vielleicht ist dies der Fall bei der modulationsfähigen Stimme einzelner sozialer Affen, wie die kilometerweitreichende Stimme des Brüllaffen und die gesangfähige der Gibbons. Mag sie auch ihre hohe Ausbildung beim Männchen durch sexuelle Züchtung erlangt haben, so wird sie doch auch ausserhalb der Brunstzeit zur Freude der Sippe erhoben und von den begeisterten Weibchen im Chore begleitet.

Unter den tierischen Lauten ragen durch Modulierbarkeit die Vogelstimmen besonders hervor. Sie werden im unteren Kehlkopf (Syrinx) gebildet, von dessen Differenzierung ihre eigene in erster Linie abhängt.

Um sie aber zum Gesang zu machen, um ihr das Melodienhafte, den Rhythmus des Schlages und die Genauigkeit der Wiedergabe zu verleihen, müssen noch psychische Momente hinzutreten, die man wohl als Singinstinkt zusammenfasst. Nach *Häcker* (1900) enthält er 2 Momente: zunächst eine ererbte komplizierte Reflextätigkeit, die sich äussert im Hervorbringen von Lauten und Tonverbindungen, die — wenn auch mit kleinen Varianten — charakteristisch sind für die Arten einer Gattung, zuweilen selbst einer Familie und namentlich bei jungen Vögeln zum Ausdruck kommen. Dieser angeborene, instinktmässige Gesang — der auch von der Art des Stimmapparates abhängen muss — wird aber bei einzelnen Vögeln durch Lernen vervollständigt. Dies beruht auf Nachahmung, welche Wahrnehmung voraussetzt und bekanntlich von zahlreichen Vögeln geübt wird, auch wenn es gilt, nicht den Lehrmeister der eigenen Art nachzuahmen, sondern die Stimme anderer Vögel oder andere Laute. Von der Qualität des Lehrmeisters hängt die Qualität des artlichen Gesanges ab, sobald derselbe komplizierter wird,

wie etwa der Nachtigallen- und Finkenschlag, der dementsprechend örtlich verschieden ist.

Der Singinstinkt ist auch heranzuziehen bei dem häufig grossen Unterschied in der Stimme des Männchens und Weibchens. Etwa in folgender Weise. Die geringere Differenzierung des weiblichen Syrinx erklärt zwar die geringere Stärke der Stimme, meist aber nicht auch ihren Mangel an Modulation, denn nur ausnahmsweise kommt es vor, dass das Weibchen den Gesang des Männchens nachahmt. Man erhält den Eindruck, dass der Syrinx beim Weibchen in seiner Entwickelung zurückblieb, dass er aber genügte für die ursprüngliche Aufgabe der Vogelstimme, als Erkennungsmittel zu dienen. Bei dem ausgeprägten Gesellschaftssinn der Vögel springt diese Bedeutung ins Auge; doppelt so, da es Tieren gilt, die sich kraft ihres Flugvermögens leicht zerstreuen. Aus diesem Sammelruf wurde der Lockruf, der Eltern und Junge zusammenhält; ferner der Warnungsruf für Genossen, endlich der Paarungsruf, der die Geschlechter zusammenführt. Gerade der Paarungsruf wurde geschlechtlich dimorph und bildete sich beim Männchen allmählich zum eigentlichen Gesange aus, der zur Paarungszeit am energischsten ertönt, mit der Brutzeit endet und somit an die Geschlechtsperiode gebunden ist. Er hat die Bedeutung, das Weibchen anzulocken, zur Begattung anzuregen, ebenso wie er selbst eine Äusserung der geschlechtlichen Erregung des Männchens ist. Lässt der Vogel ihn auch ausserhalb dieser Zeit vernehmen, wie der Herbstgesang der Amsel, des Rotkehlchens und das Lied des Zaunkönigs am schönen Wintertag, so dürfen wir hierin eine seelische Äusserung sehen. Der Vogel äussert sein Wohlbehagen durch Gesang, wie manches andere Tier durch Spielbewegung.

Sexueller Erregungszustand kann auch bei Vögeln Anlass werden zum Hervorbringen von Geräuschen, die wohl Bewerbungskünste des Männchens sind. So wissen männliche Spechte durch schnelles Hämmern einen toten Ast in Schwingung zu versetzen, wodurch ein trommelnder Ton entsteht, der das Weibchen lockt. Das „Meckern“ der männlichen Bekassine kommt dadurch zustande, dass durch komplizierte, niederstürzende Bewegungen namentlich die Steuerfedern des Schwanzes in vibrierende Bewegung geraten und einen tremulierenden Ton erzeugen. Das Klappern der Störche, auch der Nestjungen, mit dem Schnabel ist dagegen eine Äusserung sehr verschiedener Affekte.

Dies waren gleichzeitig Beispiele instrumenteller Lautäusserungen. Solcher sind die übrigen Tiere, denen vokale Lautäusserungen abgehen, allein fähig. Wir begegnen ihnen zunächst bei den Fischen. Gegenwärtig neigen viele der Ansicht zu, dass deren Gehörorgan nur ein statischer Apparat sei (S. 397). Hierbei wird meist vergessen, dass zahlreiche Fische, manche auch ausserhalb des Wassers, entweder unregelmässige Geräusche hervorbringen oder regelmässige Töne, die zuweilen selbst einiger Modulation fähig sind. Sie werden verursacht durch Reibung der Zähne der Schlundknochen, der Kiemendeckelstücke, der Flossenstacheln aneinander. Oder es sind Muskeltöne, erzeugt durch krampfhafte Verkürzung der Muskeln, die bei Cottus scorpius durch Resonanz der Teile des Kopfes verstärkt werden (*Landois*). Namentlich durch *Dufossé* und durch *Sörensen* (1884) wissen wir, dass solche Muskelgeräusche zu messbaren, meist dumpfen Tönen verstärkt werden durch Übertragung der Schwingungen auf die Wand der Schwimmblase, wie beim Knurrhahn (Trigla) und wie der trommelnde Ton mancher

Balistes-Arten. Bei zahlreichen Welsen, Sciaeniden u. a. wird dementsprechend die Schwimmblase durch besondere Einrichtungen zu einem Lautorgan, dessen Töne, vom Meeres- oder Flussboden aufsteigend, man leicht im Boden eines darüber befindlichen Schiffes vernimmt, namentlich wenn zur Laichzeit solche Fische am Grunde sich zu einem Konzerte vereinigen. Es ist ein, auch für unser Ohr wahrnehmbares, artlich verschiedenes Erkennungszeichen, das die Geschlechter zusammenführt oder andere, die gesellig leben, in Schulen zusammenhält.

Namentlich die Insecten sind vielseitiger Geräusche fähig (*Landois* 1874). Wir sehen ab von denen, die Begleiterscheinung der Flügelbewegung sind (S. 395), obwohl auch diese, wie im Bienenstock oder wie der Schwarmton von Insectenschwärmen Verständigungsmittel zwischen Artgenossen sein können. Wichtiger sind die Lautäusserungen, die meist sexueller Art sind. Ausnahmsweise sind es Töne wie das rhythmische Klopfen der Totenuhr, hervorgebracht durch den im Holze lebenden Käfer Anobium, der mit seinen Kiefern schnell hintereinander aufschlägt, was die Geschlechter zusammenführt.

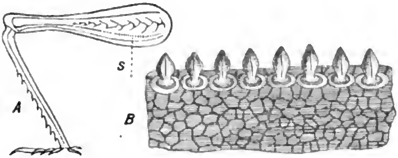


Fig. 14.

A Hinterbein einer Feldheuschrecke von der Innenseite. *S* mit Zähnchen besetzte Schrillleiste (in *B* vergrössert), die längs den Flügeldecken gerieben, einen schnarrenden Ton hervorbringt. (Nach *Landois*.)

Gewöhnlich handelt es sich um Töne, die Käfer, Wanzen, Grillen, Heuschrecken durch Stridulationsorgane erzeugen, indem rauhe Teile, häufig mit gezähnten Leisten (Schrilleisten) versehen, aneinander gerieben werden (Fig. 14). Meist ist es nur das Männchen oder dieses wenigstens ausgezeichneter, das hiermit musiziert zum Locken und Werben um das Weibchen. Die männlichen Cikaden haben hierfür ein kompliziertes Tonwerkzeug von trommelartigem Bau, dem im Altertum sehr bewunderte Töne entlockt werden.

Alleinstehend unter Insecten ist der pfeifende Ton des Totenkopfschmetterlings, da er durch Ausstossen von Luft durch den Rüssel entsteht, also Vokalton ist. Vielleicht gilt dies auch für das Tüten und Quacken der Bienenköniginnen zur Zeit des Schwärmens (*v. Buttel-Reepen* 1900). *Landois* führt es aber auf die Stigmen zurück. Er unterscheidet überhaupt von dem Flugton der Insecten, der oben als Schwarmton bereits genannt wurde und dessen Höhe von der Form der Flügel und der Schnelligkeit ihrer Bewegung abhängig ist, die Stimme vieler Insecten. Diese soll in den Stigmen zustande kommen, indem Membranen in denselben durch die Atmungsluft in Schwingung gebracht werden. Die Anzahl dieser Membranen, die wie Stimmbänder wirken, ebenso

wie ihre Spannung sei verschieden und daher von Einfluss auf die Modulation der Stimme.

Diese Lautäusserungen sind jedenfalls z. T. nicht sexueller Art, ebensowenig wie die Locktöne der Bienen oder die Alarmsignale der Ameisen, die durch Aufschlagen des Abdomens oder des Kopfes auf die Wand des Nestes entstehen oder durch ein Schrillorgan hervorgebracht werden.

Die Lautäusserungen verschiedenster Art sind nach obigem vielfach eine Art Lautsprache zur Verständigung der Tiere. Aber nur beim Menschen, wo sie nicht mehr Instinkt ist, sondern erlernt wird, konnte die Sprache sich zur Begriffssprache entwickeln, welche die Erfahrungen der Vorfahren auf die Nachkommen übermittelt und zu den höchsten Leistungen befähigt.

---

7. Kapitel.

Gerüche der Tiere.

Jeder Organismus hat seinen spezifischen Geruch (Personal- oder Individualgeruch). Deutlicher als unser stumpfes Geruchsorgan lehrt uns das z. B. der Hund, der seinen Herrn am Geruch erkennt. Solche Wahrnehmung fordert einen feinen Geruchsinn, dessen Funktion — auch wenn wir ihn Chemotaxis nennen (S. 397) — ganz ausserhalb unserer Vorstellung liegt. Recht klar machen uns dies die Schmetterlingsmännchen, die ihre flügellosen, ganz verborgen lebenden Weibchen einzig durch den Geruch aufzufinden wissen.

Mit letzterem Beispiel ist gleichzeitig der Tatsache Ausdruck gegeben, dass neben dem Personalgeruch ein Geschlechtsgeruch besteht. Um beim obigen Beispiel vom Hunde zu bleiben, so demonstriert jede läufige Hündin diesen Geschlechtsgeruch in seinem Einfluss auf die Hunde, selbst weiter Nachbarschaft.

Wenn wir drittens abermals beim Hund sehen, dass er andere Hunde, trotz ihrer Verschiedenheit in Grösse, Form, Farbe und Haarkleid unfehlbar von Wolf, Fuchs, Schakal nur am Geruch unterscheidet, so sind wir gezwungen, auch einen Artgeruch anzunehmen. Ja, der Kundige spricht von einem Raubtier-, Nagetier-, Huftiergeruch, der nur z. T. der Nahrung anzurechnen ist, vielmehr einem Gattungs- und Familiengeruch entspricht (*Jaeger* 1878).

Art und Wesen der Riechstoffe liegen ausserhalb unseres Gebietes. Es genüge hervorzuheben, dass sie für manches Tier noch in äusserster Verdünnung wahrnehmbar sind und ihrer Spezifität eine Spezifität des Wahrnehmungsvermögens entsprechen muss. Damit springt ihre ursprünglichste Bedeutung als Erkennungszeichen in die Augen.

Was wir als Grundbedeutung für Lautäusserung und Färbung erkannten, erscheint also auch hier wieder als solche. Der Artgeruch führt zunächst die Individuen einer Art zusammen. Besonders deutlich ist dies bei Huftieren, die in Herden oder in Paaren leben. Ihre verschiedenen, oft kompliziert gebauten Hautdrüsen finden hierin ihre nächste Erklärung. An exponierter Stelle (Gesicht, Kinn, Extremitäten) gelegen, wird ihr Secret leicht

an Gras und längs Büschen abgestreift und leistet beim Wiederauffinden Dienste. Das gilt ja auch vom Nestgeruch der Bienen und Ameisen, an dem die Mitglieder eines „Volkes“ sich erkennen.

Aber auch bei Einzellebenden wird der Artgeruch Eltern und Junge zusammenhalten und das Familienband sichern. Zunächst aber bringt er die Geschlechter zusammen. Gerade dies führt, wie beim Gesang der Vögel, zu geschlechtlicher Differenzierung und zum spezifischen Geschlechtsgeruch. Als Beispiel wurden schon die Schmetterlinge genannt, bei denen das Männchen zum ganz inaktiven Weibchen geführt wird durch dessen Geruch. Für den Seidenspinner ist nachgewiesen, dass er Duftdrüsen an der Mündung des Uterus entströmt. Werden sie herausgenommen, so verliert das Weibchen seinen Reiz für das Männchen und Experimente lehrten, dass das Männchen mit den isolierten Drüsen zu copulieren sucht.

Andererseits sind aber vielfach gerade beim Männchen die sog. Duftorgane weit stärker entwickelt. Sie werden wohl auf die Erregung des Weibchens zum geschlechtlichen Verkehr einwirken. So nur lässt es sich erklären, dass diese zusammengesetzten Drüsen zur Brunstzeit stärker funktionieren, was ja bereits die Jäger erkannten, indem sie die Drüsen hinter den Ohren des Gemsbocks „Brunstfeigen“ nennen.

Die Zibethdrüse, der Moschusbeutel, der Nabelbeutel des Ebers sind einzelne Beispiele für das häufige Vorkommen solcher Drüsen und für die Verschiedenheit ihrer Gerüche. Ein ähnliches geschlechtliches Reizmittel sind die Duftorgane männlicher Schmetterlinge. Bald sind es Duftschuppen, durch die das duftende Secret unterliegender Drüsen austritt, bald geschieht letzteres durch zu einem Duftpinsel vereinigte Haare.

Im Geschlechtsleben der höheren Tiere lässt sich hier und da eine Korelation erkennen zwischen dem Ausbildungsgrad des Geruchsorgans und den geschlechtlichen Reizdüften. Wie beim Menschen ging auch bei Affen das Geruchsorgan zurück, wohl unter dem Einfluss der Verlagerung der Augen, die eine für binoculares Sehen günstigere Stellung einnehmen. Hiermit steht vielleicht in Zusammenhang, dass diese Tiere sich in ihrem Geschlechtsleben nicht mehr durch das niedrigere Geruchsorgan, sondern durch das höhere Sehorgan leiten lassen. Dementsprechend kommen bei ihnen die geschlechtlich reizenden Duftdrüsen nicht mehr zur Entwickelung, wohl aber sichtbare Geschlechtsunterschiede, wie schreiende Farben im Gesicht vieler Affen, ferner die namentlich zur Brunstzeit intensive Färbung ihres Hodensacks und der Umgebung des weiblichen Genitals und dgl. m.

Ähnlich verhält es sich bei Vögeln. Ihr Geruchsinn ist nur wenig ausgebildet, dementsprechend fehlen Duftdrüsen auch fast ganz. Als geschlechtliches Reizmittel tritt bei ihnen ein buntes oder anderswie geschmücktes Federkleid auf, dessen Schaustellung für das Auge des Partners bestimmt ist, während Paarungsrufe und Hochzeitslieder an das Ohr appellieren.

Vielfach ist die Geruchsempfindung wohl nur ein angenehmer Reiz, daher denn auch der Mensch die ihm eigene Ausdünstung durch erborgte Gerüche übertönt. Solches Lustgefühl ist es auch, dass die Katze sich auf Thymian wälzen lässt und den Hund dazu bringt, sich mit starkriechendem Kot und Aas einzureiben.

Wir sahen wie ungemerkt ein ursprüngliches Erkennungsmittel der Art zu einem Lockmittel, schliesslich zu einem Reizmittel für das andere Geschlecht wurde. Vielleicht ist der Artgeruch das primitivste und weitverbreitetste Erkennungsmittel, denn wodurch sonst sollen Tiere der Dunkelfauna (Höhlen- und Tiefseetiere), Tiere ohne Gesichtsorgane, ohne Lautäusserung sich erkennen, was doch nötig ist für die Geschlechter einer Art, die diese zu erhalten haben. Dies setzt voraus, dass der Geruchsinn ein sehr allgemeiner sei, auch bei Tieren, die im Wasser leben. Vielfach hat man aber gemeint, dass bei diesen Riechfunktion ausgeschlossen sei, da Riechstoffe in gasförmigem Zustand sein müssten, um wahrnehmbar zu sein. Wenn aber ein Krebs, eine Schnecke unter Wasser Aas wittert, so ist wohl wenig gewonnen, wenn man dies einem „chemotaktischen“ Reiz zuschreibt und diesen empfunden werden lässt durch ein Sinnesorgan (Osphradium), das sich nicht unterscheidet vom Geruchsorgan einer Landschnecke, die durch „Geruch“ zum Aas geleitet wird.

Das Geruchsorgan, wie es nun auch wirken möge, hat aber neben der Aufgabe, den Geruch der Artgenossen wahrzunehmen, vielfach auch die Aufgabe, behilflich zu sein beim Auffinden der Nahrung, beim Erkennen der Feinde, beim Suchen der Materiale für den Nestbau und vieles mehr. Der Geruch muss das Insect zur Futterpflanze, zum Aas leiten, die es zwar selbst verschmäht, auf die es aber seine Eier abzulegen hat, da seine dem Ei entschlüpfenden Larven eben dieser Futterpflanze, dieses Aases zur Nahrung bedürfen. Dass es wirklich der Geruch ist, der hier leitet, zeigen z. B. die Aasfliegen, die sich durch Pflanzen mit Aasgeruch täuschen lassen und darauf ihre Eier legen, zum Untergang der Brut.

In ganz anderer Art zielen die Stinkdrüsen auf die Erhaltung des Individuums ab, die durch Abgabe eines Secretes mit widerlichem Geruch zur Verteidigung dienen. Bekannt ist z. B. der Wanzengeruch. Aber auch zahlreiche andere Insecten, auch Raupen, geben durch Stinkdrüsen, die bald am Kopf, bald am After oder anderwärts ausmünden, Secrete ab, die direkt oder bei Verdunstung stark riechen. Von ihrer chemischen Zusammensetzung ist nur wenig bekannt, vielfach sind es aber Fettsäuren, auch Salicylsäure, freies Jod, selbst Blausäure ist beobachtet worden. Letzteres (*Weber* 1882) wird in statu nascendi abgeschieden durch einen gewöhnlichen Tausendfuss unserer Treibhäuser (Fontaria) aus Drüsensäckchen, die allgemein bei chilognathen Tausendfüssen im Seitenteil der Körperglieder sitzen und durch Öffnungen ausmünden, die man treffend Foramina repugnatoria nennt.

Nicht selten wird das Secret, namentlich der Afterdrüsen der Käfer, mit solcher Kraft ausgespritzt, dass es selbst hörbar explodiert. Man spricht daher von Bombardierkäfern (Brachinus); auch die myrmecophilen Paussus und Verwandte tun dies. Bekannt ist die gleiche Verteidigungsweise amerikanischer und asiatischer „Stinktiere“ (Mephitis, Conepatus, Helictis etc.), die übelriechende Secrete ihrer Analdrüsen auf den Angreifer spritzen. Auch unter unsern heimischen Säugern verpesten ja die marderartigen, namentlich der Iltis, mit dem Secret ihrer Afterdrüsen die Luft, und die Spitzmäuse werden von den Katzen und anderen Raubtieren wegen des Geruches ihrer Seitendrüsen verschmäht. Weit weniger stark riecht das Secret der Hautdrüsen der Amphibien, obwohl die Knoblauchkröte immerhin ihren Namen

ihm verdankt; es ist übrigens durch seine ätzende, betäubende und giftige Eigenschaften ein wirksames Verteidigungsmittel anderer Art. Viele andere Gerüche der Tiere sind aber nur eine Begleiterscheinung ihrer organischen Substanz, die nebenher wohl nur als artliches Erkennungszeichen gelten dürfen.

8. Kapitel.

Leuchten der Tiere.

Weit verbreitet im Tierreich — jedoch mit Ausnahme der Süsswasserfauna — ist die strahlende Energie oder das Leuchten der Tiere (*Gadeau de Kerville* 1890), das auch als deren Phosphoreszenz bekannt ist, da man ehemals meinte, dass es an Phosphor gebunden sei.

Dem ist aber nicht so. Es ist vielmehr eine Begleiterscheinung des Stoffwechsels, die in sehr verschiedener Weise sich äussert. Namentlich bei pelagischen Tieren tritt sie auf, die damit das Meeresleuchten hervorrufen. Daran beteiligen sich Radiolarien; in hervorragendem Maasse die Flagellaten Noctiluca und Verwandte, ferner Medusen, Ctenophoren; dann verschiedene Borstenwürmer, Crustaceen, einzelne Mollusken, Manteltiere und zahlreiche Fische. Aber auch Bodentiere des Meeres leuchten: Echinodermen, Anthozoen, die Bohrmuschel Pholas, ferner die beweglichen Cephalopoden und vielleicht einzelne Bodenfische. Zu dieser langen Liste gesellen sich auf dem Festlande Tausendfüsse, der leuchtende Regenwurm Photodrilus und verschiedene Insecten, von denen namentlich die Käfer, und zwar die südamerikanischen Cucujos (Elateriden) und bei uns die Lampyriden bekannt sind. Bei letztgenannten Leuchtkäfern leuchten nicht nur die erwachsenen Männchen und Weibchen, sondern auch Larven und Eier.

Der Leuchtprozess kann ein intracellulärer sein, wie bei verschiedenen Einzelligen, bei Schlangensternen, im Leuchtorgan der Leuchtkäfer und im komplizierten Leuchtorgan einzelner Fische. Meist aber ist der Leuchtprozess an das Secret von Drüsenzellen gebunden und kommt somit erst extracellulär, häufig entfernt vom Erzeuger, zum Austrag; er ist also ein chemischer Vorgang, der wohl in erster Linie an Sauerstoff gebunden ist. Bei Copepoden leuchtet der Leuchtstoff erst, wenn er ausgespritzt mit dem Meerwasser in Berührung kommt; er tut dies nach *Giesbrecht* (1895) auch noch nach wochenlanger Austrocknung. Das ist auch der Fall bei der Bohrmuschel Pholas, die auf Reizung reichlich leuchtendes Secret abscheidet, das *Dubois* (1892) nach monatelangem Trocknen durch Berührung mit Wasser wieder zum Leuchten brachte.

Leuchten des Secretes, auch fern vom Erzeuger desselben, kennt man von Radiolarien, Anneliden u. a. Auch der Tausendfuss Geophilus electricus hinterlässt eine leuchtende Spur. Dass bei intracellulärer Phosphorescenz die Leuchtsubstanz gleichfalls Austrocknen ertragen kann, beweist Lampyris, bei der sie selbst nach 10 Monaten durch Anfeuchten aufs neue leuchtete (*Bongardt* 1903). In der Mehrzahl der Fälle erlischt aber das Leuchten mit dem Tode, auch ist es meist ein periodischer Vorgang, der jedenfalls häufig erst auf mechanischer

oder chemischen Reiz des Tieres oder der Drüse zur Auslösung kommt, in vielen Fällen aber wohl nur so, dass der Reiz auf Lebensverrichtungen einwirkt, die ihrerseits wieder die Phosphorescenz beeinflussen. Es liegen keine Beweise vor für das Bestehen spezifischer Leuchtnerven, auch nicht, dass die Lichtproduktion unter dem Einfluss des Willens des Tieres stehe, es kann dieselbe höchsten unsichtbar machen. So können manche Fische (Stomiatiden, Photoblepharon und Anomalops) ihr am Auge gelegenes Leuchtorgan durch Drehung desselben vollständig abblenden (Fig. 15). Umgekehrt machen die Weibchen von Lampyris die Phosphorescenz ihres auf der Bauchfläche befindlichen Leuchtorganes den Männchen dadurch sichtbar, dass sie sich zur Begattungszeit auf den Rücken legen.

Fragen wir nach der biologischen Bedeutung des Leuchtens, so haben wir uns an folgendes zu erinnern. Leuchten erscheint als eine Begleiterscheinung des Lebensprozesses, die vielleicht allgemeinere Verbreitung hat ohne aber in allen Fällen unserm Auge sichtbar zu sein. Wir können ihr somit in vielen Fällen, z. B. bei Leuchtbakterien, keine biologische Bedutung zuerkennen. Das wird auch gelten für die Mehrzahl der planktonischen Organismen, für festsitzende Polypen, für Echinodermen u. a. m.

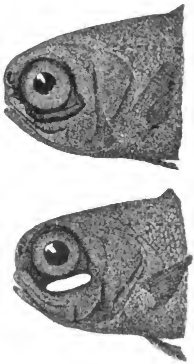


Fig. 15.

Anomalops katoptron. In der unteren Figur ist das Leuchtorgan sichtbar, in der oberen durch Abwärtsdrehung versteckt.

Es können aber Einrichtungen und Bedingungen bei Tieren allgemeiner auftreten und dennoch nur in engerem Kreise solchen Umständen begegnen, dass sie für den Organismus biologischen Wert erhalten, indem sie für dessen Erhaltung von Nutzen werden. Ohne letzteren hält es schwer sich die Züchtung der komplizierten Leuchtorgane einiger Crustaceen (Euphausiden), Tintenfische (Oigopsiden) und der Fische vorzustellen. Von Fischen besitzt aber nur ein geringer Bruchteil, der noch dazu sehr verschiedenen Abteilungen angehört, dieselben. Vermutlich sind sie bei ihnen herleitbar von drüsigen Organen mit Leuchtzellen, sie unterscheiden sich aber nach der Anordnung dieser Zellen Ferner hinsichtlich des Vorkommens von accessorischen Teilen, z. B. als Kondensor wirkender Linsenkörper, umhüllender Teile, die als Reflektor und Pigmentmantel fungieren.

Brauer (1908) kommt bezüglich der Leuchtorgane der Fische zum Schluss, dass die Ausbildung derselben nicht als eine für die Tiefsee charakteristische Erscheinung zu gelten habe, dass sie vielmehr bei dauerndem Aufenthalt in der Tiefsee zurücktritt, verglichen mit Formen (was auch für Crustaceen gilt), die entweder im Litoral leben, oder wenigstens zur Nachtzeit aus der Tiefe zur Oberfläche emporsteigen oder ausschliesslich im Dämmerlicht der oberen Wasserlagen sich aufhalten. Von Bodenfischen der Tiefsee kennt man mit Sicherheit keine Leuchtorgane.

Hinsichtlich der Bedeutung der Leuchtorgane ist es weiterhin zunächst ver-

ständlich, dass sie als Lockmittel für Beutetiere dienen, wie ja die Fischer in Banda das herausgeschnittene Leuchtorgan der Anomalopidae, das noch stundenlang leuchtet, als Köder benutzen (Fig. 15). Fehlt aber eine Einrichtung zum Abblenden des Lichtes, so wird es eben auch Feinde anziehen. Weiter können die am Kopf gelegenen Leuchtorgane für den Lichterzeuger als Scheinwerfer wirken, indem sie seine Umgebung beleuchten. Weniger wird das für die am Rumpf gelegenen gelten. Sie sind für jede Art charakteristisch angeordnet und geben derselben neben verschiedener Lichtintensität ein spezifisches Zeichnungsmuster. *Brauer* möchte hierin ein Erkennungszeichen sehen, das im Dunkel die Färbung und Zeichnung der im Tageslicht lebenden Tiere ersetzen muss. Diese Ansicht ist ansprechend, wenn sich herausstellen sollte, dass zur Paarungszeit, mit der sich bei Fischen ja vielfach eine erhöhte Tätigkeit der Hautdecke einstellt, die Leuchtorgane kontinuierlicher leuchten und dadurch die Geschlechter zusammenführen können, wie dies ja tatsächlich bei Leuchtkäfern der Fall ist.

Man hat auch daran gedacht, dass das Leuchten der Fische ein Schreckmittel sei. Dies ist aber doch wohl nur denkbar, wenn es plötzlich aufblitzt, um danach zu verschwinden, etwa wie bei Copepoden, die ein leuchtendes Secret ausspritzen, selbst aber unsichtbar bleiben. Aufblitzen ist auch von dem grösseren Krebs Gnathophausia und von Tintenfischen beschrieben worden; es kann ein Mittel sein den Verfolger irre zu führen. Es ist aber die Aufgabe weiterer Beobachtung mehr Licht über die Verschiedenheit der Bedeutung des Leuchtens der Tiere zu verbreiten.

Anhangsweise sei daran erinnert, dass man als Leuchtorgan angesehen hat Schnabelpapillen von himmelblauem Seidenglanz, die zu je zweien am Mundwinkel der Nestjungen eines australischen Prachtfinken (Poëphila Gouldiae) liegen. Sie vermögen aber nach *Chun* (1904) nur im Halbdunkel Licht stark zu reflektieren und weisen damit der im dunklen Nest atzenden Mutter den Weg zum geöffneten Schnabel des Jungen. Auch andere Nesthocker im versteckten Nest besitzen ein wenn auch schwächeres Leitmal in den hellgefärbten Schnabelwülsten.

9. Kapitel.

Lebensbedingungen der Tiere.

Die bisher behandelten Lebensäusserungen der Tiere reichten zum Teil bereits über deren eigene Individualität hinaus und verrieten engere und weitere Beziehungen zu ihrer Umgebung, auch insoweit diese aus anderen Organismen besteht und demgemäss lebende Umgebung genannt werden könnte.

Diese Beziehungen sind so vielseitige, dass *Semper* (1888) ihnen eine eigene Schrift widmete. Uns können hier nur einzelne leitende Tatsachen beschäftigen. Zunächst solche, die sich auf die unbelebte Umgebung der Tiere beziehen und die sich als gut umschriebene Einflüsse der Temperatur, der

Nahrung, des Lichtes, des Mediums herausheben und die Bedeutung von Lebensbedingungen der Tiere haben (vergl. *Maas* 1907).

1. Einfluss der Temperatur.

Einer der wichtigsten Faktoren, der das Leben der Organismen beherrscht und dessen Grenzen bestimmt ist die Temperatur. Ihre Änderung ruft physikalische und chemische Änderungen im Organismus hervor, die für jede Art bestimmte Grenzen nicht überschreiten dürfen, wollen sie nicht zum Tode derselben führen. Für jede Art gibt es also eine Temperaturzone, nach oben und unten durch ein vitales Maximum und Minimum der Temperatur begrenzt, deren Ausdehnung sehr verschieden ist. So liegt für Riffkorallen das Minimum ungefähr bei 20° C, womit ihrer horizontalen Verbreitung, aber gleichzeitig auch ihrem Tiefenvorkommen eine enge Grenze gesetzt ist. Umgekehrt ist für unsern Wasserfrosch Rana esculenta die Temperaturzone eine sehr breite, da er in warmen Quellen von 40° beobachtet worden ist und daneben Einfrieren bis -28° soll ertragen können; jedenfalls schreitet sein nächster Verwandter, der Grasfrosch, in schmelzendem Schnee und im Schmelzwasser der Bäche zur Begattung. Es lässt sich überhaupt für die kaltblütigen (poikilothermen) Tiere kaum eine untere Temperaturgrenze angeben. Zunächst ist das Meerwasser der Tiefsee und der Pole auch unter 0° C — es friert ja erst unter -2,5° C — noch von Tieren belebt. Bei anderen Tieren stehen die Lebensverrichtungen zwar unter 0° still, sie tun dies aber bleibend nur, wenn die Gewebe die Änderung, welche das Gefrieren hervorrief, nicht wieder herstellen können. Sind sie hierzu wohl imstande, so kann auch weitere Herabsetzung der Temperatur sie nicht schädigen, wenn nur die Gefahr schnellen Auftauens vermieden wird. Der schmelzende Zellsaft liefert nämlich destilliertes Wasser, das als Gift auf das Zellprotoplasma wirkt, es sei denn dass das Schmelzen so langsam geschieht, dass allmähliche Diffusion diese Gefahr aufhebt. Nach *Roedel* (1881) beleben sich aber völlig gefrorene niedere Tiere, die einen Zirkulationsapparat haben, nicht wieder.

Diese Geschehnisse lassen sich aber nicht einfach durch ein Temperaturminimum angeben, da die Dauer der Einwirkung der Kälte hierbei eine wesentliche Rolle spielt. Hierdurch kann es denn auch geschehen, dass dieselbe Art zur Winterzeit durch langes Anhalten nicht extremer Kälte zugrunde geht, aber ebensogut durch kurzdauernde aber sehr niedrige Temperatur. Jedenfalls spielt die Artkonstitution hierbei eine Rolle. Sie macht einzelne Insecten gleichgültig für Kälte. Von den Springschwänzen (Poduridae) tummelt sich der Gletscherfloh auf Gletschern; der Schneefloh im Winter auf Schnee. Der flügellosen Fliege Boreus hiemalis begegnet man im Winter auf Schnee und die Wintermücke Trichocera sieht man im Winter tanzen.

Anders bei den sog. warmblütigen (homoiothermen) Tieren; sie besitzen thermoregulatorische Einrichtungen (s. u.), deren Wirkung aber bald versagt, wenn nicht für besonderen Wärmeschutz gesorgt ist; denn Abkühlung des Blutes unter 15° soll bereits eine nicht mehr herstellbare Änderung herbeiführen können, was allerdings für winterschlafende Säuger nicht gilt (s. u.). Leichter lässt sich die obere Grenze des tierischen Lebens feststellen. Im allgemeinen

wird sie gegeben durch die Hitzegerinnung des Eiweisses, die bei warmblütigen Tieren ungefähr bei 45° statthat, wenigstens für die Muskeln, womit auch die Kontraktilität der Atemmuskeln vernichtet wird und der Tod besiegelt ist. Für kaltblütige Tiere hält man diese kritische Temperatur meist für niedriger. Sie wird ebenfalls beeinflusst durch die Dauer der Einwirkung, andererseits durch die verschiedene Widerstandsfähigkeit der Arten, von denen manche unerwartet hohe Wärmegrade ertragen können, namentlich wenn ihnen Zeit gelassen wird sich anzupassen. Besser als Experimente unterrichtet uns hierüber die Fauna heisser Quellen. Wenn wir ältere unkontrollierbare Angaben beiseite lassen[1], so weiss man bereits lange, dass in den heissen Quellen von Abano die Schnecke Hydrobia aponensis bei 44° C lebt, unter 7,5° und über 52,5° erstarrt und bei — 1° bezw. 60° stirbt (*v. Martens* 1855). Die Schnecke Bithynia thermalis erträgt 53°, die Rhizopode Pelomyxa gar 54,5°, der Käfer Hydroscapha gyrinoides, das Rädertier Philodina roseola und das Infusorium Chilodon cucullus 46°. Diese ganz verschiedene Tiergruppen umfassenden Angaben verdanken wir *Issel* (1900), der bezüglich der Fauna italienischer Thermen feststellte, dass sie in ihren Hauptzügen mit denen anderer Thermen übereinstimmt, so dass man von einer universalen thermalen Fauna sprechen kann. Sie entlehnt ihren Charakter einer Auslese von Arten aus dem Süsswasser mit hoher Widerstandsfähigkeit gegen Wärme, ohne dass sie dadurch bis zu 40° arm zu nennen wäre, wenn ihr auch zahlreiche Mitglieder der Süsswasserfauna, ohne diese Anpassungsfähigkeit, abgehen. Von 40°—45° wird die thermale Fauna ärmer, noch höheren Temperaturen leisten nur wenige Tiere Widerstand.

Ganz im allgemeinen können wir sagen, dass die Grenzen tierischen Lebens zwischen 0° und 40° liegen, dass aber jede Art ihr Temperaturmaximum und Minimum hat, bei dessen Überschreiten Wärme- bezw. Kältestarre eintritt, wobei die Aktivität eingestellt wird, um aber bei Rückkehr der Temperatur zum Optimum ebenfalls wiederzukehren. Überschreiten dieser Maxima und Minima führt zum Tode. Wichtig ist, dass das Optimum für verschiedene Arten verschieden hoch in der Temperaturskala liegt, und dass nicht minder verschieden ist der Abstand vom Optimum zum Maximum bezw. Minimum, somit die Breite der Temperaturzone, innerhalb welcher eine Art lebensfähig bleibt. Ist die Temperaturbreite bedeutend, so nennt man eine Art eurytherm; stenotherm dagegen, wenn die genannten Grenzen schnell erreicht sind und schnelle und erhebliche Temperaturänderungen nicht ertragen werden, wie bei den bereits genannten Riffkorallen, wie bei der Mehrzahl der tropischen Tiere. Die Temperatur wird damit einer der wichtigsten Faktoren bei der Verbreitung der Tiere auf der Erde. Wenn andere Faktoren nicht einschränkend einwirken, werden eurytherme Tiere eine weitere Verbreitung haben können als stenotherme, deren Existenz enger umschriebene Lebensbedingungen fordert. Die Temperatur verursacht somit in grossen Zügen eine zonale Anordnung der Tiere über die Erde.

---

[1]) So zieht sich durch die Literatur, neben andern auch die unglaubliche Angabe, die auch *Davenport* & *Castle* (1895) wiederholen, dass der Fisch Sparus (= Astatotilapia) Desfontainii in heissen Quellen in Tunis in 75° C lebt; die originale Angabe von *Lacépède* (1802) spricht aber von 30° R = 37,5° C.

Unrichtig wäre aber die Meinung, dass diese Anordnung[1]) zusammenfallen müsse mit den Wärmezonen wie sie aus Isothermen oder Linien gleicher mittlerer Wärme aufgebaut sind. Die Mitteltemperatur des Tages, der Monate, des Jahres können sich ja aus sehr verschiedenen Maxima und Minima ergeben. Jedes Tier hat aber ein Optimum, eine für dasselbe günstigste Temperatur, bei der es allein oder am besten seine Lebensverrichtungen ausübt, frisst, wächst, sich fortpflanzt. Dies Optimum braucht durchaus nicht mit dem Temperaturmittel zusammenzufallen; es kann ferner für Tiere, die nebeneinander wohnen sehr verschieden sein. Nach *Sempers* Experimenten assimiliert z. B. die Teichhornschnecke (Lymnaeus stagnalis) unseres Süsswassers erst, wenn dasselbe 12° C hat und hört hiermit auf bei 30°—32°, wächst aber am besten bei ca. 20°. Unter letzteren Verhältnissen benötigt sie 2 Jahre zum vollen Wachstum. Solche Schnecke in Wasser versetzt, das niemals diese optimale Temperatur erreicht, bleibt demnach klein, wird eine Zwergform, die trotzdem geschlechtsreif wird, da das Temperaturoptimum der Geschlechtsreife weit niedriger liegt als das des Wachstums. *Semper* hat denn auch bereits auf das Irrtümliche hingewiesen, dass die Tiere einer klimatischen Zone dieser alle gleich gut angepasst wären. Wir alle wissen, dass die eine Art dem Kältegrad, der in jener Zone vorkommen kann, eher erliegt, als eine andere. Wichtiger als Isothermen ist die Wärmemenge, die ein Gebiet einem Tier bietet, während der Zeit seines Wachstums und seiner Fortpflanzung. So kam *Hart Merriam* (1894) zum Schluss, dass die Verbreitung der Tiere auf dem ausgedehnten Kontinent von Nord-Amerika eine gürtelförmige ist und dass die Nordgrenze der verschiedenen Gürtel bestimmt wird durch die totale Wärmemenge während der Zeit des Wachstums und der Fortpflanzung, ihre Südgrenze aber durch die Mitteltemperatur des heissesten Teiles des Jahres.

Ähnlich wies *Knoche* (1904) für die Borkenkäfer nach, dass die Zahl ihrer Generationen abhängt von der Gesamtwärme innerhalb Jahresfrist. Bei Hylesinus fraxini ist eine Gesamtwärme von 137,7° vom Einbohren des Mutterkäfers bis zum Ausfliegen der Jungbrut benötigt. Steigerung um 4,5°—5° über die Durchschnittstemperatur bringt bereits nach kurzer Dauer die Mutterkäfer zum Schwärmen und zur Paarung, Sinken der Temperatur darunter führt aber wieder zur winterlichen Lethargie.

Unleugbar gross ist also die Abhängigkeit der Tiere von der Temperatur und in den Polgebieten bringt sie offenbar eine gürtelförmige Anordnung der Tiere zustande, wie das circumpolare Auftreten verschiedener zeigt. Für die übrigen klimatischen Zonen war aber, wie wir später sehen werden, die Verbreitung der Land- und Süsswassertiere so vielen anderen Einflüssen unterworfen, dass der Temperatureinfluss nur in beschränkteren Gebieten z. B. in zusammenhängenden Landmassen, die dortige Tierwelt gürtelförmig anordnet. Ausgesprochener gilt das für die Meeresbewohner, entsprechend der im allgemeinen grösseren Einfachheit der Lebensbedingungen ihres Wohngebietes; auch treten hier verschiedene Faktoren, welche die gürtelförmige Verbreitung der Landtiere stören, in den Hintergrund.

[1]) Wir sehen hier ganz davon ab, dass die gegenwärtige geographische Verteilung der Tiere in Hauptsache das Resultat ist der geologischen Vergangenheit.

Auch bei Meeresbewohnern sind den eurythermen Tieren weitere Grenzen gesteckt als den stenothermen. Stenotherm sind die an die Kälte der Polarmeere sowie der Tiefsee und an die hohe Temperatur der Tropenmeere angepassten Formen, da diese Meeresgebiete nur geringe Temperaturschwankungen haben. Griffen nicht Landmassen störend ein, so würde den Temperaturzonen uniforme Faunen entsprechen. So würde die Zahl der circumtropischen Meerestiere weit grösser sein, wenn sich nicht die Kontinente dazwischen schöben und mit ihren Südspitzen in kühleres Wasser hineinreichten, das eben durch seine niedrige Temperatur der Verbreitung vieler Arten eine Barriere setzt. Auch erfährt die Fauna der tropischen Westküste Afrikas und Amerikas eigenartige Änderung durch kalte Strömungen teils aus dem antarktischen Gebiet, teils aus der kalten Tiefe der benachbarten Ozeane. Umgekehrt können längs der Ostküste Afrikas die Riffkorallen, deren Existenz wir bereits an ein Minimum von 20° gebunden kennen lernten, weit ausserhalb des tropischen Gebietes sich begeben im warmen Wasser des südwärts gerichteten Mossambique-Stromes.

Eurytherm sind dagegen die Tiere der Strandzone. Sie müssen die hohe Temperatur der direkten Sonnenbestrahlung aushalten können und daneben in unseren Breiten die Winterkälte. *Pelsener* (1901) fand, dass die Larven litoraler Tiere gemässigter Breite im allgemeinen starben bei einer Temperatur von 30—31° C, also niedriger als die höchste Oberflächentemperatur tropischer Meere (35,5°), dass sie aber Abkühlung ertrugen bis zum Gefrierpunkt des Seewassers (— 2,5°). Unsere Winterkälte schadet ihnen demnach nicht. Hierdurch werden also die litoralen Formen unserer Küsten an diesen festgehalten, trotzdem sie grosse Temperaturunterschiede aushalten können. Die arktischen und tropischen Wassertiere sind viel stenothermer, entsprechend den geringeren Temperaturextremen dortiger Küstenwasser, was auch für das Pelagial gilt und somit auch für die pelagische Tierwelt. Damit erzielt die Temperatur, natürlich in Verbindung mit der Eigenart der Tierformen, eine zonale Verteilung auch der litoralen Tiere und zwar ebenfalls dadurch, dass sie die Larven, die ja für festsitzende Formen das wichtigste Verbreitungsmittel sind, an engere oder weitere Grenzen bindet.

Ein neues Problem mariner Tiergeographie knüpft sich an die sogenannte Bipolarität[1]) in der Verbreitung mariner Organismen, die ursprünglicher Auffassung gemäss sich äussern soll in einer faunistischen Gleichheit der arktischen und antarktischen Fauna, trotz der Scheidung beider durch die tropischen und gemässigten Zonen (*Kükenthal* 1907). Kritische Untersuchungen, die *D'Arcy Thompson* (1898) begann, haben diese Gleichheit aber dahin reduziert dass es sich nur um wenige identische Formen handelt. Wohl aber lässt sich eine allgemeine, auf Verwandtschaft beruhende Ähnlichkeit nicht leugnen. *Pfeffer* (1891), und nach ihm *J. Murray* (1896), nahmen zur Erklärung eine ursprüngliche universale Meeresfauna tropischen Charakters an, die erst im Beginn des Tertiärs mit der Herausbildung klimatischer Zonen sich gürtelförmig sonderte, indem in einem jeweiligen Gürtel nur die Formen sich erhalten konnten, die seine Temperatur-Erniedrigung ertrugen. Nur ein Bruchteil konnte sich

---

[1]) Vergl. hierüber *W. Kükenthal*: Die marine Tierwelt d. arktischen u. antarktischen Gebietes. Instit. f. Meereskunde. Heft 11. 1907.

anpassen an die Abkühlung an den Polen. Und da angenommen wird, dass diese Abkühlung die Variabilität hemmte, so erscheinen die polaren Tiere als wenig abgeänderte Relikten der ursprünglichen Fauna, woraus sich ihre Bipolarität erkläre.

Gegen diese *Pfeffer-Murray*'sche Hypothese sind gewichtige Gründe vorgebracht (*Ortmann* 1897). So sollte man gerade von den tropischen Tieren erwarten, dass sie den Stammformen am nächsten bleiben konnten, da sie allein unter denselben Lebensbedingungen blieben. Der wahrscheinlichste Teil der *Pfeffer*'schen Hypothese ist wohl der von der ursprünglichen, universalen Warm-Wasserfauna. Sie erhielt sich im Tropengürtel und von hier aus hatte eine ausgedehnte Besiedelung der Tiefsee, sowie auch der polaren Gebiete statt, die, wie *Meisenheimer* (1905) darlegte, auch zu Bipolarität führen konnte, z. B. der planktonischen Mollusken Limacina helicina und Clione limacina. Die Bipolarität hat man auch zustande kommen lassen wollen durch Wanderung polarer Arten durch das entsprechend kalte Tiefseewasser der Tropen. Handelt es sich um planktonische und um Flachwasserformen, dann wird dieser Weg durch die Tiefsee doch nur für wenige offen stehen. Sind aber die bipolaren Arten durch tropische Tiefseeformen verbunden, so sind sie universell und verdienen nicht mehr den Namen bipolarer Tiere. Deren Eigentümlichkeit beruht ja gerade auf ihrer Diskontinuität in den Tropen.

Es wird eben verschiedene Arten der Verbreitung geben und weitere Untersuchung hat jeden Fall besonders zu beleuchten.

Die Temperaturbreite wird im allgemeinen für sogenannte warmblütige Tiere, die ihre hohe Eigenwärme unabhängig von der Temperatur der Umgebung gleichmässig festzuhalten vermögen also „gleichwarm" (homoiotherm) sind, eine erheblichere sein, als für die kaltblütigen. Letztere sind eigentlich „wechselwarm" (poikilotherm), da ihre Eigenwärme schwankt mit der der Umgebung, wenn sie auch stets um einen Bruchteil höher ist als diese. Sie übertrifft z. B. bei Fischen die des Wassers um etwa 1°. Hierauf beruht es auch, dass „kaltblütige" Tiere in grösserer Menge vereinigt, erheblich die Aussentemperatur übertreffen, das Volk im Bienenkorb z. B. etwa um 4° C die Aussentemperatur von 0°.

Aus vorstehendem wird es begreiflich, dass der Tiger als homoiothermes Tier vom Äquator nordwärts bis zum Baikalsee sich ausdehnt, und dass Vögel und Säugetiere, namentlich fisch- und fleischfressende, weit in das arktische Gebiet vordringen, der Eisbär und Eisfuchs gar über den 85° hinaus. Reptilien, Amphibien, auch echte Süsswasserfische fehlen dagegen der Arktis und die Wirbellosen des Landes sind nur sehr sparsam vertreten. Meist ist ihre Existenz an die spärliche Flora gebunden und an gewisse Fähigkeiten; so dehnt sich die Entwickelung arktischer Schmetterlinge über mehrere Jahre aus und sie überwintern als Raupen, die Gefrieren ertragen können. Allen diesen Tieren ist gemeinsam Genügsamkeit in der Ernährung und alle haben mehr oder weniger Einrichtungen zum Wärmeschutz. Bei Säugern ist es der dicke Winterpelz, der beim Eisbär und Eisfuchs auch die Fusssohle einbezieht und beim Moschusochsen bis auf die Muffel sich erstreckt. Vögel haben dafür ein dichtes Winterkleid. Beide gehen mit einer dicken Speckschicht in den Winter, die als Wärmeschutz und als Reservematerial für die futterarme Zeit dient. Ähnlich wirkt die

Winterkälte auf unsere heimischen Säuger. Allgemein legen sie einen dichteren Winterpelz an; andere verkriechen sich in ein ausgepolstertes Nest (Eichhörnchen, Schläfer), oder in Baumlöcher und Erdhöhlen und fallen hier in einen **Winterschlaf**, dessen Tiefe und Dauer nur z. T. der Aussentemperatur entspricht, da auch artliche Unterschiede mitsprechen und andere unbekannte Faktoren, worunter Nahrungsmangel. Denn selbst unter 85 ° nördlicher Breite halten Eisbär und Eisfuchs keinen lethargischen Winterschlaf; ersterer wirft ja selbst im Januar. Das ist auch der Fall beim braunen Bären. Auch der Dachs, der im Februar wirft, ist höchstens in den kältesten Tagen schlafsüchtig. Ebensowenig hat das Eichhörnchen einen eigentlichen Winterschlaf, obwohl es die schlechte Witterung im Nest zubringt. Hamster und Ziesel aber, trotzdem sie Wintervorräte in ihren Bau zusammentragen, ferner Siebenschläfer, Igel, Fledermäuse und das Murmeltier (*Rina & Monti*) fallen in einen **lethargischen** Zustand, wobei die Frequenz der Atemzüge und der Herzschläge bedeutend vermindert ist, teilweise venöses Blut das Herz durchströmt und die Eigenwärme, die mit der Aussentemperatur steigt und fällt, diese nur wenig übertrifft und beim Ziesel selbst unter 0 ° C sinken kann. Das Leben erscheint wie aufgehoben, da auch die sensitive Reaktion äusserst gering ist und erst mit der Frühlingswärme dieser somnolente Zustand endet. Der geringe Stoffwechsel wird gedeckt teilweise durch das angesammelte Fett — Murmeltiere erwachen denn auch abgemagert —, teilweise durch das Material der „**Winterschlafdrüse**“, die aber keine drüsige Struktur hat, vielmehr ein von Capillaren reichlich durchzogener Fettkörper ist. Sie liegt in der Nacken-, Achsel- und Rückengegend als braune Masse, die fälschlich der Thymus zugerechnet wurde. Die beschriebene Erscheinung, dass periodisch zu einer Jahreszeit, in welcher die Produktion der benötigten Nahrung vermindert oder aufgehoben ist, die hierdurch beeinflussten Tiere in einen Zustand von **Lethargie** verfallen, bei dem sämtliche Lebensfunktionen herabgesetzt sind, nennen wir Winterschlaf, da sie bei uns im Winter statthat. Damit ist aber ihre Ursache noch nicht erklärt. Denn dass es nicht einfach die „Kälte“ oder Futtermangel ist, zeigt der Ziesel, der nach *Horvath* bereits im August bei noch hoher Temperatur und genügender Nahrung in den lethargischen Zustand verfällt. Er tritt ihn aber gemästet an, ebenso wie andere Winterschläfer und dies könnte ein mitbestimmendes Moment sein, denn das ist auch der Fall z. B. bei madagassischen Insectivoren (Centetes u. a.), die zur trocknen Jahreszeit einen **Sommerschlaf** halten.



Fig. 16.
Lepidosiren im ausgetrockneten Flussschlamm während der Trockenzeit, mit Gang nach aussen für die Respiration. (Nach *Kerr*.)

Bei Vögeln kommt Winterschlaf nicht vor; allgemein ist er aber bei Reptilien, Amphibien und zahlreichen Fischen stehender Gewässer gemässigter Breiten, die

sich in Erde und Schlamm verkriechen. Ihm entspricht in tropischen Gegenden, deren Süsswässer in der Trockenzeit austrocknen, der Sommerschlaf mancher Fische, wie er von Lepidosiren (Fig. 16) und von Protopterus bekannt ist, die sich, im Schlamme vergraben und in eine Hülle von Schleim, die hart wird (**Hibernaculum**), einkapseln (S. 453). Der Winterschlaf ist ferner eine allgemeine Erscheinung bei wirbellosen Tieren des Landes und wurde namentlich bei Insecten studiert. Die Mehrzahl derselben macht den Winter als Eier oder Puppen durch, in geeigneten Winterquartieren oder durch Gespinste oder andere Schutzhüllen (Hibernacula) geschützt, sämtlich aber widerstandsfähig gegen Kälte. Andere überwintern als Imago, wobei sie meist in echten Winterschlaf fallen. Das gilt auch für die Larven, deren Entwickelung über 1 Jahr dauert oder die erst im Herbst ausschlüpften. Ob Futtermangel oder niedere Temperatur diesen Schlafzustand verursacht, lässt sich nicht durch die Beobachtung entscheiden, dass z. B. Raupen in denselben verfallen, auch wenn sie im warmen Zimmer gehalten werden. Er gehört eben zu den Arteigentümlichkeiten, die durch abnorme Verhältnisse jedenfalls nicht in einer Generation überwunden werden können. Vieles spricht aber für den Futtermangel als Agens. Letzterer fällt ja bei Futterpflanzen, die Laubfall haben, mit diesem Laubfall und mit dem Sinken der Temperatur zusammen. Winterschlafartige Zustände werden daher auch in südlichen Ländern für die Pflanzenfresser eintreten, deren Futterpflanzen periodisch blattlos sind. Raupen, die sich von immergrünen Pflanzen ernähren, fallen denn auch nicht in Winterschlaf. *Pictet* (1904) konnte letztere auch durch Entziehung von Nahrung nicht in denselben bringen, was er dadurch erklärt, dass diese Arten keinen Schlafinstinkt sich erwarben, da keine ihrer früheren Generationen je Futtermangel erfuhr. Für weitere Betrachtungen über den Ruhezustand des Winterschlafes sei auf S. 351 verwiesen.

Wie Raupen sich gegen Winterkälte schützen können, zeigen die des Schmetterlings „Goldafter“ (Porthesia chrysorrhoea), die gesellig in grossen, aus Blättern zusammengesponnenen Raupennestern auf Laubbäumen überwintern.

Auch die Süsswasserfauna wird durch die Temperaturunterschiede der Jahreszeiten beherrscht, wie die jährliche Verteilung des Plankton zeigt. Dessen Menge geht bereits im September zurück, es fehlt im Winter, wo das spärliche Leben auf den Boden sich zurückzieht, und erst im Mai erwacht es zu neuer Blüte, die bald ihr Maximum erreicht. Auch im Meeresplankton treten jahreszeitliche Unterschiede auf, ohne dass man diese aber stets einfach auf Temperaturunterschiede zurückführen darf. So stellte sich, um nur ein Beispiel zu nennen, bei Untersuchung der kraspedoten Medusen des Indischen Archipels, also eines Meeresgebietes von fast konstanter Temperatur, heraus, dass einzelne Arten innerhalb eines Jahres ein Maximum des Vorkommens haben, dem Rückgang und darauf völliges Fehlen folgt (*Maas* 1906).

Ein eigenartiges Licht auf die Temperaturbedingungen der Tiefseetiere wirft die Tatsache, dass von dem Oberflächenwasser der Meere nur etwa 16 % eine mittlere Temperatur haben unter 5 °. Diese Temperatur haben aber ungefähr 92 % der Bodenwässer der Meere und diese Temperatur sinkt im Indik und in dem grössten Teil des Pazifik selbst unter 2 °, trotzdem findet sich allerwärts tierisches Leben, das keine Jahreszeiten kennt. Sie haben stenothermen Charakter, wodurch sich z. T. das Absterben mancher Arten erklären mag,

wenn das Netz sie aus dem kalten Tiefenwasser in das warme Oberflächenwasser bringt. Auch lernten wir im „Tile-fish" bereits (S. 356) ein treffendes Beispiel für den Einfluss geringer Temperaturänderung auf stenotherme Tiere kennen.

2. Einfluss der Nahrung.

Gegenüber den grünen Pflanzen, die ihre Nahrung den anorganischen Stoffen der Luft, dem Wasser, der Erde entnehmen und aus diesen, unter dem Einfluss des Lichtes, ihre lebende Substanz aufbauen, besteht die Nahrung der Tiere aus organischen Verbindungen, wie sie der Pflanzen- und Tierkörper darbietet. Hiernach zerfallen die Tiere, ihrer Nahrung gemäss, zunächst in die beiden grossen Gruppen der Pflanzen- und Fleischfresser, deren scharfe Begrenzung aber schon gleich abgeschwächt wird durch die Omnivoren, die beiderlei Nahrung zu sich nehmen. Da ferner die Beutetiere der Fleischfresser in letzter Linie auch wieder an Pflanzenkost gebunden sind, sind Pflanzen für das Bestehen der Tiere Vorbedingung und bilden deren Urnahrung.

Gehen wir von der Ansicht aus, dass die Tiere ihren Ursprung nahmen im Meere, so werden wir diesen ersten Repräsentanten wohl den Charakter von planktonischen, einzelligen Organismen zuerkennen. Wir werden weiter annehmen müssen, dass ihre Nahrung durch Planktonpflanzen geliefert wurde, die wir seit *Hensen*'s Untersuchungen (1887) auch heute noch als Urnahrung der Meerestiere ansehen. Festsitzende Algen und Seegräser sind auf die Küstengebiete beschränkt, deren Ausdehnung ja ganz zurücktritt gegenüber dem Areal der Ozeane. Deren obere Schichten enthalten aber bis 200 m Tiefe eine reiche Planktonflora, die, schnell abnehmend, höchstens bis 400 m reicht (S. 176). Sie ernährt zunächst die zahlreichen kleinen Planktontiere, die wieder grösseren zum Opfer fallen und ihrerseits eine willkommene Beute sind für noch kräftigere. Damit ist die Produktion tierischer Organismen im Meere gebunden an Planktonpflanzen und Plankton ist die ergiebigste Nahrungsquelle der Meerestiere. Demgegenüber erklärt *Pütter* (1907) neuerdings die Planktonmenge als nicht genügend für den Nahrungsbedarf dieser Tiere. Er findet eine ergiebigere Quelle in den Kohlenstoffverbindungen, die im Stoffwechsel der Meerespflanzen gebildet und an das Wasser abgegeben werden. Diese im Meerwasser gelösten organischen Verbindungen wären die Tiere imstande aufzunehmen, ähnlich wie die Endoparasiten aus den Körpersäften ihres Wirtes gelöste organische Verbindungen durch die Haut aufnehmen. Da die Kohlenstoffverbindungen den Plankton-Algen entstammen, sind letztere somit auch für *Pütter* die Urquelle der Nahrung, aber nur indirekt. Ihre direkte Bedeutung für die Ernährung, insofern ihr Leib gefressen wird, soll demgegenüber zurücktreten. Der Hinweis möge genügen, dass diese Auffassung vorläufig ihre Widersacher gefunden hat (*Lohmann* 1909).

Sie würde einen prinzipiellen Unterschied darstellen gegenüber der Ernährungsweise der Landtiere, die ausschliesslich feste und flüssige Nahrung pflanzlicher und tierischer Art zu sich nehmen. Sie könnte aber eine Stütze darin finden, dass noch stets unbekannt ist, woraus die Nahrung der Schwämme eigentlich besteht, wenn auch erwiesen ist, dass eine bestimmte Art von Zellen

(Choanocyten) feste Nahrungspartikel aufnehmen können, um sie wieder an andere, die Chorocyten, abzugeben, welch letzteren die Fähigkeit zukommt, wandernd dieselben anderen Körperteilen mitzuteilen. Ähnlich also wie die Phagocyten, die bekannten Wanderzellen aller Metazoen, die in besonderem Maasse feste Stoffe aufzunehmen vermögen. Und da dies an beliebiger Stelle des Körpers geschehen kann, ist damit die primitivste Nahrungsaufnahme der einfachsten Tiere, der Amoebinen wiederholt.

Bei den übrigen Einzelligen besteht aber für die Nahrungsaufnahme entweder eine bestimmte Körperstelle, häufig mit besonderen Einrichtungen (Strudelorgane), oder die Nahrungsstoffe werden eingesogen (Suctoria). Von letzteren abgesehen, wird übrigens bei Einzelligen die Nahrung unzerstückelt einverleibt, was auch anderwärts der Fall sein kann bis hinauf zu der Mehrzahl der Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel, so lange nicht Apparate erworben sind zur mechanischen Zerkleinerung der Nahrung. Es geschieht dies durch Zähne, Kiefer, Reibeplatten u. dgl., die am Eingang der Mundöffnung entweder durch seitliche oder durch vertikale Bewegung gegeneinander die ergriffene Nahrung zerkleinern; oder es sind Gliedmassen in diesen Dienst getreten (Arthropoden).

Diese Apparate sind vielfach beeinflusst durch die Art der Nahrung, wie wechselweise die Nahrung wieder ausgesucht wird je nach dem Bau der Mundteile, welche dieselbe bewältigen müssen. Zahlreiche Beispiele für den Einfluss der Nahrung auf die Kauwerkzeuge liefern die Säugetiere. Es lässt sich zunächst in ihrem Gebiss eine fortschreitende Komplikation wahrnehmen, von den einfachen spitzigen Zähnchen insectenfressender Vorfahren zu den komplizierten Zahngebilden der herbivoren Nachkommen, die geeignet sind, weiche Pflanzenteile zu zerquetschen, härtere zu zerreiben; oder zu den Reisszähnen und umfangreichen Eckzähnen der Raubtiere. An diesen Umbildungen und Spezialisierungen beteiligen sich auch die Kiefer, ihre Gelenkung, die Kaumuskulatur, was wieder auf den Schädel und entferntere Teile einwirkt.

Der Einfluss der Nahrungsweise geht aber viel weiter: das meist einsam jagende Raubtier ergreift und tötet die lebende Beute; das friedsame Herdentier, das die Pflanzendecke abweidet, sucht in schneller Flucht sein Heil; der von unterirdischen Pflanzenteilen lebende Graber benötigt kräftige Grabpfoten. Dem entsprechen der Bau der Gliedmassen, die Sinnesorgane, aber ebenso sehr die Lebensgewohnheiten und der Charakter der Tiere. Somit drückt die Art der Nahrung dem ganzen Tiere einen Stempel auf.

In anderen Tiergruppen besteht ebensogut diese Wechselbeziehung zwischen Bau und Nahrung, die sich äussert als Anpassung des Körperbaues an eine bestimmte Diät. Im Gegensatz z. B. zu ihren Gattungsgenossen, die mit ihren nach hinten gekrümmten, spitzen Zähnen lebende Beute erhaschen und ungekaut verschlingen, ernährt sich die grosse Warneidechse (Varanus niloticus) mit hartschaligen Schnecken. Um sie zu zertrümmern sind starke Zähne mit runder Krone, kräftige Kiefer und umfangreiche Kaumuskeln nötig, womit der ganze Schädel höher wurde, um diesen Muskeln die benötigte Ursprungsfläche zu bieten (*Lönnberg* 1903). Noch auffallender ist, dass unter Schlangen, die sich sonst von lebender Beute ernähren, die Baumschlange Deirodon scaber nur von Vogeleiern lebt. Sie müssen uneröffnet in den Rachen gelangen, soll ihr Inhalt

nicht wegfliessen, da den Schlangen Lippen fehlen. Das Öffnen der Eier geschieht durch schmelzüberzogene Spitzen der ventralen Dornfortsätze von 7—8 vorderen Wirbel, die in das Lumen der Speiseröhre hineinragen (Fig. 17). Der Inhalt des Eies fliesst magenwärts, während die leere Schale ausgespuckt wird.

Die Anpassung an eine gewisse Ernährungsart kann sehr verschiedene Organe beeinflussen. Sie kann ferner abhängen von einem eigentümlichen Enwickelungscyclus eines Tieres. Bereits *Semper* wies daraufhin, dass dies der Fall ist bei der Mehrzahl der Eingeweidewürmer. Sie würden aussterben, wenn ihre Jugendstadien nicht wandern und sich nicht in einem anderen Wirt (Zwischenwirt) als der der Eltern, ernähren könnten. Müssten sie ihre Entwickelung in Individuen derselben Art durchmachen, so wäre dafür Kannibalismus eben dieser Wohntiere nötig.

Einzelne Arten der Nahrungsaufnahme stehen unter dem Einfluss des Mediums, worin das Tier lebt. So gibt es Arten der Nahrungsaufnahme, die nur im Wasser ausführbar sind. Die Bedeutung des Plankton als Urnahrung hoben wir bereits hervor. Plankton gehört dem Wasser an; der Luft und der Erde fehlt ein Äquivalent desselben. Dadurch erklärten wir z. T. das Fehlen sessiler Tiere ausserhalb des Wassers (S. 374), denn gerade diese sind zum grossen Teil auf dasselbe angewiesen. Sie erhaschen es mit Fangapparaten; häufiger noch durch Erzeugung eines Wasserstromes, der mit dem Atemwasser planktonische Organismen der Mundöffnung zuführt, wie bei Crinoiden, Muscheln, Tunicaten. Häufig werden die Planktonorganismen dabei aus dem Wasser filtriert. Eine gewisse Berühmtheit haben dafür die Appendicularien, in deren Gehäuse enorme Mengen Wasser durch ein Gitterwerk so genau filtriert werden, dass Organismen zurückgehalten werden, die durch die Maschen der feinsten Planktonnetze hindurchgehen (*Lohmann* 1899). Auch andere nectonische Tiere bedienen sich dieser Methode, wenn auch in gröberer Weise, z. B. die Planktonfresser unter den Fischen, wie die Heringe, deren Kiemenreusenstäbe auf den Kiemenbogen eine Art Sieb darstellen. Ein anderes Beispiel liefern die Bartenwale, die mit geöffnetem Maule durch das Wasser schwimmen. Dadurch strömt dasselbe in die Mundöffnung und zwischen den Bartenblättern hindurch, deren ausgefranster Innenrand wie durch ein Sieb kleine Tiere zurückhält, welche darauf beim Schliessen des Mundes durch Aufheben der Zunge in den Schlund befördert werden. Wieder eine andere Besonderheit, die nur im Meere möglich ist, zeigen die Seesterne, die von Muscheln leben. Der für unsere Austernbänke gefährliche Seestern z. B. umklammert die Auster, öffnet sie, stülpt seinen Magen in den Raum zwischen den beiden Schalen und verdaut hier die Weichteile der Auster.

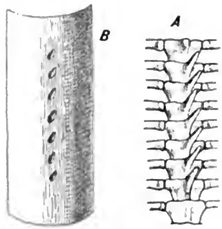


Fig. 17.

A 9 vordere Wirbel von Deirodon scaber, von denen 7 ventrale Dornfortsätze tragen, die in B durch die dorsale Wand der Speiseröhre in deren Lumen hineinragen. (Nach *A. Smith.*)

Bei Landtieren gibt es vom Tiere gefertigte Einrichtungen zum Fange der Beute. Dafür spinnt ein Teil der Spinnen ein Gespinst oder Netz, in

welchem sich die Beute verstrickt. Andere Spinnen bewerfen die Beute mit einem Spinnfaden. Der Ameisenlöwe gräbt im Sande eine Fanggrube, in deren Tiefe er der Beute auflauert, die in dieselbe gleitet, nachdem er sie mit Sand beworfen hat.

Die benthonischen Meerestiere (S. 371) sind zum grossen Teil Schlammfresser, wofür keine besonderen Vorrichtungen nötig sind, es sei denn solche die behilflich sind beim Einschaufeln des Schlammes in den Darm, der den beigemengten organischen Detritus ausnutzen muss. Für Tiefseetiere, insofern sie nicht andere Tiere lebend verzehren oder Aasfresser sind, ist Tiefseeschlamm die einzige Nahrungsquelle und da er nach Quantität und Qualität (S. 447) verschieden ist, ist er von Einfluss auf den Reichtum und die Verschiedenheit der Bodenfauna. So hat der Boden der ausgedehnten Tiefen des Pazifik nach *A. Agassiz* fast den Charakter einer Wüste, entprechend dem nahrungsarmen Charakter des dortigen roten Tiefseeschlammes und der geringen Mengen aus den oberen Wasserschichten niederrieselnder Planktonleichen. Schlammfresser finden wir ferner unter zahlreichen Stachelhäutern, bodensässigen Würmern und Crustaceen, selbst noch unter Fischen wie Mugiliden, Chromiden und Pomacentriden. Auf dem Lande ähneln ihnen die Regenwürmer, die ihren Darm mit humusreicher Erde und vermodernden Pflanzenteilen füllen. Letztere bilden auch die Diät freilebender Nematoden, zahlreicher Insecten und der Landasseln. Viele unter ihnen verschmähen auch Flechten und Pilze nicht, andere ebensowenig Exkremente von Pflanzenfressern; wieder andere bohren sich in vermoderndes Holz ein. Einen Schritt weiter finden wir die eigentlichen Pflanzenfresser, die lebende Pflanzenteile anbohren und ferner die grosse Masse solcher, die von allen möglichen Pflanzenteilen leben, vielfach mit entsprechenden Anpassungen in ihrem Bau.

Solchen Anpassungen begegnen wir auch bei Fleischfressern, an die häufig grosse Anforderungen zur Bewältigung der Beute gestellt werden. Die Scaroiden oder Papageifische z. B., die mit ihren scharfen Kiefern Hydroidpolypen, Schwämme, Steinkorallen abbeissen, bringen diese Partikel in ein Paar Schlundtaschen. Sie gelangen von hier aus durch einen Akt, den das Altertum mit Wiederkäuen verglich, zwischen die Pflasterzähne der Schlundknochen, wo sie zu einem Brei verrieben werden, dem der Darm die Nährstoffe entnimmt. Der Seewolf (Anarhichas lupus) der Nordsee, der sich mit Krabben und Mollusken ernährt, ist im Besitz gewaltiger Pflasterzähne auf entsprechend starken Kiefern um die Kalkschalen zu zertrümmern. Raubschnecken bohren ein Loch in Kalkschalen von Echinodermen und anderen Mollusken, die sie vorher erweicht haben durch das saure Sekret einer Schlunddrüse. Weitverbreitet ist das Vorkommen von Giftdrüsen, deren Sekret die Beute lähmt oder tötet. Auch fehlen Lockapparate nicht zum Anlocken der Beute. Leuchtorgane als Lockmittel mancher Fische wurden schon genannt (S. 422). Bei anderen Fischen (Lophiiden), die ruhig auf dem Boden liegen, wirken isolierte Flossenstrahlen oberhalb der Mundöffnung als Lockmittel. Sie haben zarte Anhänge, die, in Bewegung gebracht, lebende Beute vortäuschen und andere Fische zu ihrem Verderben anlocken.

Zur Nahrungsaufnahme spornt der Hunger an, der durch Nahrungsbedürfnis entsteht. Über die Art der durch ihn bei Tieren hervorgerufenen

Empfindung fehlt uns jede Vorstellung, da wir nur nach der eigenen urteilen können. Wohl aber dürfen wir annehmen, entsprechend dem teleologischen Causalgesetze *Pflüger's* (1877), wonach die Ursache eines jeden Bedürfnisses eines lebendigen Wesens zugleich die Ursache der Befriedigung dieses Bedürfnisses ist (wobei Ursache die Bedeutung von Veranlassung hat), dass jedenfalls „Hunger“ zur Nahrungsaufnahme veranlasst. Wird ihm nicht Genüge geleistet, so werden zunächst die Reservestoffe des Körpers angesprochen und danach von den eigenen Geweben gezehrt, was zur Abmagerung und schliesslich zum Tode führt. Der Hungertod Letzterer tritt in sehr verschieden schnellem Tempo ein, wobei ausser der Konstitution der Art und des Individuums auch Alter, Temperatur der Umgebung, Ruhe oder Bewegung des Körpers und andere Faktoren eine Rolle spielen. Angaben über Dauer des Hungerzustandes bis der Tod eintritt, sowie über den dabei erfahrenen Verlust an Körpergewicht haben daher nur relativen Wert, wie allein schon die verschiedene Dauer lehrt, die der Mensch ohne Speise und Trank sein kann. Im allgemeinen sterben Säugetiere, wenn ihr Gewichtsverlust im Hungerzustand $^1/_2$ bis $^3/_5$ beträgt, was bei kleinen Vögeln und Säugern spätestens am 9. Tage, bei grösseren viel später, oft erst nach Wochen eintritt, bei manchen Reptilien und Amphibien aber selbst erst nach einem Jahr. Tagschmetterlinge, die in Bewegung blieben, erlagen nach *Gräfin von Linden* (1907) nach 11—17 Tagen unter Einbüssung von 29 bis selbst 70 % ihres Körpergewichtes.

Zahlreich sind die Tiere, die schadlos periodisch hungern. Da sind zunächst die Tiere mit Winter- und Sommerschlaf (Trockenschlaf) zu nennen, die in lethargischen Zustand verfallen, der monatelang währen kann. Dies geschieht vermutlich unter Einfluss von Temperaturänderung oder anderen meteorologischen Einflüssen (S. 429). Auch unter anderen Umständen wird freiwillig Hunger gelitten. So fressen Wanderfische, wie Lachs und Maifisch, die zum Laichen aus dem Meere in unsere Flüsse eingetreten sind in diesen nichts, auch wenn die wochenlange Reise bis zum Oberlauf geht, und zwar nicht aus Mangel an Nahrung, sondern aus Mangel an Bedürfnis nach Nahrung (S. 338).

Andere können lange der Nahrung entbehren (S. 351), entsprechend der Schwierigkeit, diese zu erlangen. So kann der Blutegel monatelang hungern; die Kapazität seines Darmkanals gestattet aber bei günstiger Gelegenheit denselben derart anzufüllen, dass er den vollgesogenen Wurm 5- bis 6 mal so schwer macht als vorher. Von der Bettwanze wird angegeben, dass sie in den Bettvorhängen eines 6 Jahre lang unbewohnten Zimmers angetroffen wurde, blattdünn und fast durchsichtig. Auch Schlangen und Tiefseefische haben oft lange auf Beute zu warten. Namentlich bei letzteren hat sie dann aber zuweilen solchen Umfang, dass sie nur durch die Ausdehnbarkeit der Kiefer, des Magens und der Bauchhaut verschlungen werden kann und dem Räuber eine unförmliche Gestalt verleiht (Fig. 18).

Wieder andere Tiere fressen nur in einem Lebensstadium, z. B. die Eintagsfliegen und manche Blattläuse nur als Larven. Bei den Zecken sind es die Larven und Weibchen, die sich im Gebüsch auf vorübergehende Tiere fallen lassen und ihr Blut saugend gewaltig anschwellen, während die erwachsenen Männchen sich der Nahrung enthalten. Den Zwergmännchen der Cirripedien fehlt gar der Darm, so dass sie nur im Larvenstadium fressen können; den

Männchen der Rotatorien fehlt er überhaupt, sie zehren ihr Leben lang von der Mitgift, die sie im Ei mitbekamen.

Auf Seite 351 wurde bereits hervorgehoben, dass man im periodischen Hungerzustande eine Quelle der Langlebigkeit erblicken wollte und dass man auch in anderen Fällen den Eindruck erhält, als ob ungenügende Ernährung die Lebensdauer mancher Tiere verlängern. Von anderem Gesichtspunkt aus erkannte *Barfurth* (1887) im Hunger ein förderndes Prinzip in der Natur. Insofern mit Recht als z. B. die Verwandlung der Froschlarve durch Hunger abgekürzt, also gefördert wird (S. 337). Die Verwandlung fordert Resorption überflüssiger Organe und Gewebe des einen Stadiums, um das nächst höhere zu erlangen. Die Kiemen müssen resorbiert werden, um der Lungenatmung Platz zu machen, der lange Darm der omnivoren Larve muss zum kurzen des fleischfressenden Frosches werden, der Schwanz muss schwinden, desgleichen die Haut, welche die Gliedmassen bedeckt, welche letztere erst Verlassen des Wassers ermöglichen. Da bei Hunger die entbehrlichen Teile zuerst und am stärksten resorbiert werden, geschieht dies bei den hungernden Larven schneller als bei der gefütterten. In gleicher Weise bedient sich die Natur des Hungers zur Förderung

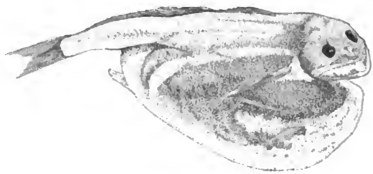


Fig. 18.

Chiasmodon Braueri durch einen verschlungenen Beutefisch derart ausgedehnt, dass Bauch- und Afterflossen ganz verschoben sind.

der Metamorphose der Schwanzlurche, die während derselben fasten, gleichwie die Insecten während der Verpuppung.

Hier äussert sich also ein direkter Einfluss der Ernährung auf den Organismus, wie er auch zutage tritt in Ab- und Zunahme des Gewichtes, je nach der Ernährung. Sie kann aber auch weitere Folgen haben, von denen nur einzelne genannt werden sollen.

Dauernd ungenügende Ernährung kann zu Zwergbildung führen und zu Schädigung des ganzen Körpers oder seiner Teile. Für Zwergformen und Riesenwuchs sind aber andere Faktoren, wie Temperatur u. a. mitbedingend. Guter Ernährungszustand ist ferner Vorbedingung für einen erfolgreichen Winterschlaf und für lange Wanderzüge, die in der Regel in gemästetem Zustande angetreten werden, also mit genügenden Reservestoffen für den Stoffwechsel während des Fastens. Manche Winterschläfer kürzen die Dauer desselben durch eingesammelte Wintervorräte, wie dies allbekannt ist vom Hamster, dem Eichhörnchen, Maulwurf und manchen andern.

Die Masse der benötigten Nahrung hängt von ihrer Qualität ab und steht im Verhältnis zur Grösse des Tieres und der resorbierenden Ober-

fläche des Darmkanals. Bei holzbohrenden Insecten passiert letzteren ein beständiger Nahrungsstrom, da demselben wohl nicht viel Nahrhaftes zu entnehmen ist. Ähnlich ist es bei Regenwürmern an Orten oder zu Zeiten wo ihnen Blätter u. dgl. zur Nahrung fehlen. Sie verschlingen alsdann Erde, um alle verdaubaren organischen Stoffe daraus zu entnehmen und zwar in um so grösseren Massen je humusärmer der Boden ist. Die unverdaubare Erde vermengt mit Darmsecreten wird dann als gewundener Auswurf in der Nähe der Röhre an die Oberfläche befördert. *Darwin* (1881) hat berechnet, dass in vielen Gegenden Englands jährlich 10,500 kg trockner Erde durch den Darmkanal der Würmer auf einem „Acre" (4046 M^2) Land passieren und an die Oberfläche gebracht werden, woraus ihre grosse Bedeutung für die oberflächlichen Erdlagen erhellt.

Eine Rolle spielt auch das Mass der Fähigkeit des Darmes die ernährenden Stoffe aufzunehmen. Diese ist z. B. bei blattfressenden Raupen jedenfalls gering. So fressen manche derselben täglich das Doppelte ihres Gewichtes an Blättern; Masse und Art der Exkremente weisen darauf, dass sie denselben wohl nur die Säfte entnehmen. Demgegenüber zeigt das weit schnellere Wachstum einer fleischfressenden Fliegenmade, dass diese aus ihrer Nahrung weit mehr Nutzen zieht. Im Gegensatz zu anderen genügsamen sarkophagen Tieren ist vom Maulwurf bekannt, dass er täglich sein eigenes Gewicht an tierischer Nahrung bedarf. Allerdings können auch andere Carnivora gewaltige Massen verschlingen, obwohl sonst Regel ist, dass ihr Nahrungsquantum kleiner ist, als das der Pflanzenfresser. So berichtet Eschricht, dass er im Magen eines Exemplares des Zahnwales Orca gladiator ca. 13 Seehunde und 13 Tümmler antraf.

Was die Qualität der Nahrung anlangt, so lehren allein schon die Namen Schlamm-, Humus-, Holz-, Frucht- und andere Pflanzenfresser; ferner die Plankton-, Insecten-, Fleisch-, Aas-, Mist-, Pelzfresser, dass fast alle organischen Stoffe das Menu irgend eines Tieres ausmachen. Die einen sind an eine Speise gebunden (monophag), andere sind weniger wählerisch (polyphag). Wieder andere üben einen Wechsel der Nahrung aus (allophag) je nach Jahreszeit und Lebenszustand. Dieser Wechsel kann ein mechanisch begründeter sein oder auf verschiedener Lebensweise beruhen. Die erste Nahrung der Säugetiere ist Milch, um sich erst später in verschiedener Weise zu differenzieren und spezialisieren. Wiederholt kamen ferner zur Sprache die planktonischen Larven sessiler und benthonischer Meerestiere, die erwachsen Schlammfresser, Räuber oder Pflanzenfresser sind, als Larven aber von zarten planktonischen Organismen leben müssen. So ist es auch mit den Larven vieler Fische, die erwachsen ganz anders sich ernähren.

Anderer Bau der Mundteile weist vielen Insectenlarven eine Nahrung an, die durchaus verschieden ist von der ihrer Imagines. So nährt sich die Raupe mit ihren Kauwerkzeugen von Pflanzen, der Schmetterling dagegen mit seinem Saugrüssel von Blütensäften. Ein ausgesprochener Räuber ist die Larve des schwarzen Wasserkäfers; dieser selbst ist aber phytophag.

Als Beispiel komplizierten Nahrungswechsels mit dementsprechendem Bau sei an die Lebensgeschichte des Maiwurms (Meloë) erinnert. Die dem Ei entschlüpfte Larve kann nur dann am Leben bleiben, wenn es ihr glückt

sich mit ihren scharfen Haken auf dem Weibchen einer Podalirius-Art fest zu heften und sich von dieser Biene in ihr Nest tragen zu lassen. Von hier aus muss sie auf ein Ei gelangen, das die Biene in die mit Futterbrei gefüllte Zelle legt, die dann geschlossen wird. Mit starken Kiefern öffnet die Larve das Ei. Hat sie dessen Inhalt verzehrt, so häutet sie sich zu einer ganz anderen, madenartigen Larve mit Mundteilen, geeignet den Futterbrei zu verzehren. Darauf verlässt sie die Zelle und macht fastend mehrere Häutungen durch bis zum Käfer, der krautfressend ist.

Hornzähne und ein langer Darmkanal befähigen die Kaulquappe hauptsächlich von Pflanzenteilen zu leben, der Frosch selbst, mit kurzem Darmkanal ist Fleischfresser.

Zahlreich sind solche Beispiele von Nahrungswechsel. Er kann auch notgedrungen eintreten. So wechselt die Nahrung vieler Jungfische mit der Fauna und Flora ihres Wohngebietes, deren Zusammensetzung wieder abhängig ist von der Jahreszeit. Da ferner für das Süsswasserplankton der Frühling erst in den Mai fällt, der Winter aber das Wasser fast azoisch macht und das spärliche Leben höchstens auf dessen Boden sich zurückzieht, so wird mancher carnivore Fisch notgedrungen zum Pflanzenfresser. Bekannt ist ferner, dass im Norden Norwegens die Kühe Fischköpfe nicht verschmähen, und *Semper* teilt von der Mauereidechse mit, dass sie sich auf einer der Balearischen Inseln mit besonders steinigem Boden, während der trocknen Sommermonate, aus Mangel an Insecten, mit Pflanzenteilen ernährt und dass der Coypu, der als Nager sonst von Pflanzenkost lebt, auf den Chanos-Inseln an tierische Nahrung, vorzugsweise an Meeresschnecken sich gewöhnt hat. Berüchtigt ist ferner der neuseeländische Kakadu Nestor, dessen ursprüngliche Nahrung aus Honig, Insectenlarven und Pflanzensäften bestand. Die Schafschlächtereien boten ihm Gelegenheit Blut zu lecken, was ihn dazu führte dies an Wunden auch lebender Schafe auszuüben und schliesslich diesen selbst Wunden beizubringen.

Inwieweit in solchen Fällen Wechsel der Nahrung das Tier beeinflusst, ist nicht bekannt, wie wir ja überhaupt über den Einfluss der Qualität der Nahrung nur Weniges wissen. Experimentell ist zwar festgestellt, dass in manchen Fällen eine gewisse Art Futter die Färbung der Raupe, zuweilen auch die des Schmetterlings ändern kann, aber kaum dessen Zeichnung; sie erhalten nur einen helleren oder dunkleren Farbenton. Da es aber nach Urech (1891) hauptsächlich Futterpflanzen waren mit starken Narcoticis (Hyoscyamus, Belladonna) oder mit eigentümlichen Stoffen wie Juglans, so ist Nervenreiz bei der Farbenvariation nicht ausgeschlossen. Es wurden auch bereits auf S. 402 einige der wenigen Beispiele für den Einfluss der Nahrung auf die Färbung genannt.

Man hat ferner beobachtet, dass die Raupe des Seidenspinners (Bombyx mori) ihre normalen 5 Häutungen in ungefähr 30 Tagen durchmacht, gleichgültig, ob man ihr statt Maulbeerblättern, Broussonetia Kaempferi, Maclura aurantiaca oder Scorzonera hispanica als Futter reichte. Sie bedurfte aber 90 Tage, um nur 4 Häutungen durchzumachen, wenn sie von Cudronia triloba oder Lactuca sativa leben musste. Dies Hinziehen des Raupenstadiums könnte aber Folge davon sein, dass letztgenannten Pflanzen nicht die benötigte Menge Nährstoffe zu entnehmen war. Die Raupe passt sich aber weiterhin an diese

an; denn die 2. oder 3. Generation hat auch bei diesem Futter wieder die gewöhnliche Anzahl Häutungen.

Bis zum heutigen Tage hat viel Staub aufgewirbelt die Frage nach der Geschlechtsbestimmung im Bienenvolk. Wir wissen seit *Dzierzon* und *v. Siebold*, dass aus den unbefruchteten Eiern der Bienenkönigin Drohnen (Männchen), aus den befruchteten Eiern Arbeiterinnen und Königinnen hervorgehen. Wir lassen hierbei unbeantwortet, ob das zukünftige Geschlecht nicht bereits im Eierstocksei bestimmt ist — was uns das Annehmlichste erscheint — und ob die Bedeutung der Befruchtung sich nicht darauf beschränkt, dass das weiblich vorgebildete Ei derselben nur zu seiner Weiterentwicklung bedarf (*O. Schultze* 1903). Wohl aber sei hervorgehoben, dass auch jüngst wieder versucht wurde, das Geschlecht der Bienen einzig bestimmt werden zu lassen durch die Qualität der Nahrung der Larve, was sich aber nicht als stichhaltig erwies [1]).

Für andere Fälle liess sich aber ein Einfluss der Ernährung, wenn auch nicht der Qualität der Nahrung, auf die Bestimmung des Geschlechtes der Nachkommen nachweisen. So hat *Nussbaum* (1898) nachgewiesen, dass der in der Regel hermaphroditische graue Süsswasserpolyp, je nach dem Grade der Ernährung, Eier oder Hoden erzeugt; bei reichlichem Futter entstanden nur Weibchen. Und vom Rädertier Hydatina senta konnte *Nussbaum* (1897) darlegen, dass das auskriechende Weibchen, wenn es bis zur Reifung seines ersten Eies gut ernährt wird, nur weibliche Eier legt, dagegen nur männliche, wenn es bis zur Geschlechtsreife mangelhaft ernährt wird. Vor und nach dieser Periode hat die Ernährung keinen Einfluss auf das Geschlecht der Nachkommen. Das Geschlecht des Eies wird also unter dem Einfluss des Grades der Ernährung im Eierstock vorgebildet.

Bereits seit langem kennt man Tiere (Blattläuse, Daphniden), die im Sommer nur Weibchen erzeugen, im Herbst dagegen eine Generation von Weibchen und Männchen. Das Auftreten dieser Geschlechtstiere hat man meist auf Einfluss niederer Temperatur gesetzt, da zu dieser Zeit noch kein Nahrungsmangel bestehe. Trotzdem kann verminderte Nahrungsaufnahme das Bedingende sein, da sie vielfach vom Temperaturoptimum (S. 426) abhängt. Die Herbsttemperatur kann aber unterhalb desselben liegen, damit die Ernährung herabsetzen und die Bildung männlicher Nachkommen fördern. Diese treten ja bei Daphniden auch im Sommer auf bei Überhitzung oder Austrocknung der Pfützen und *Issakowitsch* (1905) kommt zum Schluss, dass Ernährung und Temperatur (letztere durch ihre Rückwirkung auf die Ernährung) ausschlaggebend sind für das Auftreten oder Verschwinden der Geschlechtstiere.

3. Einfluss des Lichtes.

Gegenüber den grünen Pflanzen, die an das Licht gebunden, die Erde, wo nur immer Boden und Klima es gestatten, mit dichtem Kleide überziehen und durch ihr Blattgrün die Energie des Sonnenlichtes festlegen, zeichnen sich die Tiere durch grössere Unabhängigkeit vom Lichte aus. Die zahlreichen

[1]) Vergl. *K. W. v. Dalla Torre*: Die Parthenogenese der Honigbiene. Zool. Zentralbl. Bd. 17. 1910. p 485.

Tiere, die unterirdische Räume bewohnen, sich in den Boden oder in Pflanzenteile verkriechen, parasitisch in tief verborgenen Organen ihres Wirtes sich aufhalten; Tiefseetiere, deren lichtloser Wohnraum vielleicht nur von phosphorischem Lichte oder anderswie trübe erhellt wird; endlich die zahllosen Keime, die im Dunkeln sich entwickeln, sind Zeugnisse dafür, dass der tierische Organismus auch ohne Licht bestehen kann. Meist aber bedarf er desselben und vielfach kann er ohne dasselbe nicht existieren.

Das gilt zunächst für alle die Tiere, die man Tagtiere nennt im Gegensatz zu den Nachttieren. Scharfumgrenzte Begriffe sind das nicht. Das zeigt zunächst schon die Tatsache, dass man auch von Dämmerungstieren spricht und dementsprechend gleich 3 Kategorien zu umgrenzen hat, die der Art der Sache nach nicht scharf abzugrenzen sind. Übrigens entsprechen sie auch nur sehr unvollständig den Verwandtschaftsbeziehungen der Tiere. Es sind eben nur biologische Begriffe. Sie interessieren uns in ihrer Beziehung zum Licht. Dass dessen Einfluss aber nicht als erster, jedenfalls nicht als einziger bestimmender Faktor für die jeweilige Lebensweise zu gelten hat, lehrt folgende Überlegung.

Ebensogut wie im Leben der Pflanzen, erkennt man auch bei Tieren allerwärts eine Periodizität der Lebenserscheinungen. Ihr begegnen wir beim Wachstum der Tiere, bei ihrer Häutung, Mauser, Härung, beim Abwerfen und Aufsetzen ihrer Geweihe, bei ihren Wanderzügen, namentlich aber bei den zahlreichen Erscheinungen, die mit dem Geschlechtsleben in näherem oder entfernterem Zusammenhang stehen. Die Periodizität ist für die einen eine jährliche, für andere von kürzerer Dauer und abhängig von Alter, Nahrung, Temperatur, Jahreszeit. Uns interessiert hier die Periodizität, die im Wechsel täglicher Zustände, im Wechsel von Ruhe und Tätigkeit sich äussert. Wir können uns vorstellen, dass bei Tieren, die Licht sehen oder dies wenigstens irgendwie perzipieren, die Tätigkeit mit Vorliebe eingestellt wird mit Eintritt der Dunkelheit. Wie festsitzende Tiere sich diesbezüglich verhalten ist uns unbekannt. Dass aber die Mehrzahl der aktiven, lichtwahrnehmenden Tiere nur bei Tageszeit ihr Futter, ihre Beute finden können, ist genügender Grund für ihre Tätigkeit bei Tage, der dann bei Nacht die Ruhe folgt.

Wann letztere Ermüdungserscheinung als Schlaf bezeichnet werden darf, ist für viele Tiere abermals eine offene Frage. Verstehen wir darunter — entsprechend der Tiefe des Schlafs —, mehr oder weniger tiefe Unterbrechung der Wahrnehmung von Sinneseindrücken und damit Unterlassung willkürlicher Bewegung — die automatischen wie Atmung, Herzschlag und die unbewussten Traumbewegungen gehen weiter —, so dürfen wir nicht nur bei Wirbeltieren von Schlaf sprechen, sondern auch wohl bei psychisch höher stehenden Insecten, bei denen also ebenfalls die Hirntätigkeit zeitlich ruhen wird.

Bei den übrigen Tieren dürfte es sich wohl nicht um eigentlichen Schlaf, sondern nur um Ruhe handeln, wodurch Muskeln und Drüsen, die durch ihre Tätigkeit verbrauchten Stoffe wieder ersetzen können. Dass dies Ruhebedürfnis unabhängig vom Licht sich einstellen kann, zeigen z. B. die Tiere während des beständig hellen arktischen Sommers. Andere Tiere haben den täglichen Wechsel von Ruhe und Tätigkeit dagegen so eingerichtet, dass letztere in die Nacht fällt. Bei einer Anzahl mag dies des Schutzes wegen geschehen, andere, wie manche Raubsäugetiere, überfallen sicherer ihre schlafende Beute,

wieder andere mögen die Kühle der Nacht vorziehen und die Nachtigall soll anfänglich, im Gegensatz zu anderen Sängern, bei Nacht ihren Schlag hören lassen, um die des Nachts ziehenden Weibchen anzulocken. Meist aber sind wir unfähig, einen Grund für die nächtliche Lebensweise anzugeben. Warum verbirgt sich z. B. der Drehkäfer Orectocheilus über Tag unter Steinen, während seine allernächsten Verwandten, die bekannten Drehkäfer (Gyrinus) unter voller Sonne ihre schnellen Kreise auf der Oberfläche des Wassers ziehen; warum fliegen unter den Nachtfaltern (Heterocera), welchen die Mehrzahl der Schmetterlinge angehören, verschiedene (Macroglossa, Aglia, Adela u. a.) nur im Sonnenlicht; warum führt unter den übrigens sonneliebenden Papageien einzig der neuseeländische Nachtpapagei (Stringops) eine nächtliche Lebensweise. So sind der Fragen mehr, die noch komplizierter werden, wenn man erwägt, dass im arktischen Sommer die Schnee-Eulen bei Sonnenlicht jagen und sämtliche Nachtfalter im Sonnenschein fliegen müssen.

Wenn Nachttiere häufig eine erhöhte Fähigkeit haben auch bei geringerem Licht zu sehen, was eben viele lichtscheu macht, so wird dies ein Erwerb eben ihrer Lebensgewohnheit sein. Dies ist auch wohl der Fall beim erhöhten Tastgefühl der Hautdecke der Fledermäuse, das nach *Spallanzani*'s Versuchen selbst geblendete Fledermäuse befähigt, ausgespannte feine Fäden im Fluge zu meiden. Der causale Zusammenhang solcher Erscheinungen mit dem schwächeren Lichte der Nacht ist nur ein indirekter.

Für andere Tiere lässt sich solcher Zusammenhang aber als ein direkter nachweisen. So zeigen verschiedene Crustaceen eine verschiedene Tag- und Nachtfärbung. Letztere äussert sich nach *Gamble & Keeble* bei Schizopoden und Dekapoden darin, dass das Pigment in das Zentrum der Chromatophoren sich zurückzieht, wodurch die Tiere durchsichtig werden und farblos, wenn nicht eine blaue Flüssigkeit, die vielleicht aus den Chromatophoren tritt, die Gewebe diffus blau färbte. Da künstliches Dunkel das gleiche erzielt und auch künstliches Licht die Nachtfärbung in die Tagfärbung ändert, liegt hier wohl ein direkter Einfluss des Lichtes vor.

Auf diesen Einfluss lassen sich auch viele Charaktere der Tiere der **Dunkelfauna**, speziell der **Höhlentiere**, die unter dauerndem und vollständigem Lichtmangel leben, zurückführen. Mit Nachttieren, die sich ja nur täglich wiederkehrender Lichtarmut aussetzen, darf man sie nicht vergleichen. Wohl aber dürfen wir sie von solchen, oder allgemeiner gesagt von lichtscheuen Tieren der Tagfauna herleiten, namentlich von solchen, die Neigung haben zur Rückbildung der Augen. Den Weg zeigen uns manche unserer Landasseln. (*M. Weber* 1882). Gewohnt, unter Steinen, Holz usw. im Dunkel zu leben, besteht die Anlage, die Hautpigmente zu verlieren. Verminderte Pigmentablagerung macht den Körper durchscheinender, setzt damit die inneren Organe stärkerer Durchleuchtung aus und verstärkt den Trieb, einen lichtlosen Wohnort aufzusuchen. Der Pigmentschwund dehnt sich schliesslich auf das Auge aus, das inzwischen durch Nichtgebrauch stets rudimentärer wurde oder ganz schwand. Dafür bilden sich kompensatorisch Tastorgane der Hautdecke aus. Wieder andere Sinnesorgane z. B. an den Antennen, erlangen wenigstens eine höhere Ausbildung. So resultiert schliesslich ein farbloses, blindes Tier, das in langsam tastender Bewegung sich orientiert, vielfach einen verschärften Geruchsinn erwarb, um

Beute und Artgenossen zu finden und Nervenendigungen und Sinnesorgane in der Hautdecke erlangen kann, deren Funktion uns noch undeutlich ist, jedenfalls aber das Tier bereits in der Ferne von drohender Gefahr unterrichtet.

Amphibien, Fische, Schnecken, verschiedene Insectenabteilungen, Tausendfüsse, Spinnen, Krebse, Strudelwürmer usw. liefern Vertreter zur Höhlenfauna, die mehr oder weniger obigem Prototyp ähneln. Ihr Vorkommen ist entweder ganz auf unterirdische Räume beschränkt (Troglobien), oder sie werden, wenn auch selten, auch ausserhalb derselben angetroffen (Troglophilen) (*Hamann* 1896). Hiervon unterscheiden sich solche Tiere, die nur zufällig in dunklen Räumen vorkommen und keine echten Höhlentiere sind, wie die Fledermäuse, der „Fettvogel" (Steatornis caripensis), der in Venezuela den Tag in Höhlen zubringt u. a.

Schutzbedürfnis, Einschränkung der Feinde, der Konkurrenten im Nahrungserwerb, demnach Erleichterung des „Kampfes ums Dasein" im allgemeinen, mögen biologische Momente sein, die zur Besiedelung unterirdischer Räume führten. Es könnten aber auch andere Momente sein. So hat man neuerdings echte Höhlentiere, wie einzelne Strudelwürmer (Planaria cavatica, anophthalma) und den blinden Höhlenkrebs (Niphargus puteanus) auch in oberirdischen Quellen in Deutschland und der Schweiz wahrgenommen. Zur Erklärung (*Thienemann* 1908) hält man sie für Relikten der Glazialzeit, die bei zunehmender Wärme des Klimas in die kühleren Grundwasser sich zurückzogen, wo sie zu Höhlentieren sich umformten. Da jetzt wieder eine Periode der Abnahme der Temperatur in Europa zu konstatieren sei, der auch genannte Quellen unterlägen, böten sie diesen stenothermen Kaltwassertieren wieder einen geeigneten Wohnort[1]).

Bereits *Semper* hat auf das Unberechtigte der Annahme hingewiesen, dass Lichtmangel, der den Gebrauch der Augen ausschliesst und damit zu ihrer teilweisen oder vollständigen Degeneration führen kann, dies nun auch notwendig tun muss. Bei der Mehrzahl der Binnenparasiten ist dies allerdings der Fall, obwohl bei vielen die Larvenstadien immer wieder Augen besitzen. Aber auch bei Aussenparasiten und überhaupt bei Oberflächentieren können Augen fehlen. Sie gehen bereits verloren bei Schlammbewohnern; selbst bei Fischen der Küstengewässer, wie Taenioides, und neben blinden Höhlentieren sind andere an gleichem Orte wohnende noch im Besitz von Augen. Gleichartige äussere Faktoren wirken eben verschieden auf verschiedene Organismen, je nach deren Eigenart.

Unrichtigerweise hat man häufig den Höhlentieren die Tiere der Tiefsee an die Seite gestellt, da man, unter der Annahme, dass das Sonnenlicht höchstens 400 m tief eindringe, deren Wohnraum ebenfalls für lichtlos hielt. Mit *Brauer* (1908) möchten wir dieser Ansicht nicht huldigen, ohne allerdings eine allerseits genügende Lichtquelle angeben zu können. Leuchtende Bodentiere können doch nur das Bodenwasser erhellen und dann nur stellenweise. Schwimmende Organismen mit Phospohorescenz sind in grösserer Zahl hauptsächlich auf die oberflächlicheren Wasserlagen beschränkt; von leuchtenden Bakterien endlich ist uns

[1]) Sollten dies nicht aus dem Grundwasser herausgespülte Exemplare sein, welche die neuzeitliche bessere Durchforschung auch der Quellen auffand?

nur wenig bekannt. Trotzdem „muss das Licht noch stark genug sein, um ein Sehen in allen Tiefen zu ermöglichen. da sonst die Tatsache, dass die grösste Zahl der Organismen wohl entwickelte Augen besitzt, nur ein sehr kleiner Prozentsatz blind ist, unverständlich ist" (*Brauer*). Das gilt besonders für die wohl ausgebildeten Augen der bleibend in der Tiefsee hausenden Fische. Der Bau ihrer Netzhaut ähnelt, durch Fehlen der Zapfen und Dunkelstellung ihres Pigmentes, dem Auge der Nachttiere. Obwohl bei ihnen die Bildschärfe zugunsten der Lichtintensität herabgesetzt ist, sehen sie vermutlich mehr als nur die Bewegung anderer Organismen, die sie etwa mit eigenem Leuchtorgan beleuchteten, oder als die Leuchtorgane der letzteren, wenn wir annehmen, dass in der Tiefsee nicht Lichtmangel, sondern nur Lichtarmut herrscht.

Dadurch wird es auch verständlich, dass Pigmentation auch in der Tiefsee eigentlich nur bei Schlammbewohnern fehlt, dass sonst einfarbige Töne: schwarz, violett, rot vorherrschen, Zeichnung aber ganz zurücktritt, da sie in der Tiefsee keine Rolle spielen kann. Unverständlich ist aber das Auftreten schwarzer Pigmente im Bauchfell, und als besonders charakteristisch für viele Tiefseefische, in der Mund-Kiemenhöhle, denn von Schutz gegen Durchleuchtung (S. 404) kann hier keine Sprache sein. Bei Höhlentieren dagegen äussert sich die Lichtarmut, mehr noch der Lichtmangel, im Schwund der Pigmente, auch in den Chromatophoren, die sich noch erhalten können.

Inwieweit dieser Schwund eine direkte Folge des Lichtmangels ist, bleibt aber eine offene Frage, wie ja der direkte Einfluss des Lichtes auf die Pigmentation überhaupt, was schon auf S. 401 zur Sprache kam. Dort führten wir darauf zurück die Verschiedenheit der dunklen, weil belichteten Rückenfläche von der hellen, dem Lichte abgekehrten Bauchfläche vieler Tiere. Dieser Einfluss äussert sich ferner nach *Standfuss* (1894), *Oudemans* (1903) u. a. in der Färbung der Schmetterlingsflügel. Diese werden bei den Tagfaltern in der Ruhe aufgeklappt gehalten und sind, soweit sie belichtet sind, gleichgefärbt. Die durch gegenseitige Bedeckung unbelichteten Teile sind hiervon verschieden, aber unter sich gleich, auch gleich den unbelichteten Teilen des Körpers. Die ruhenden Nachtfalter tragen dagegen die Flügel entweder dachförmig, wobei dann die Hinterflügel — insoweit sie durch die Vorderflügel bedeckt sind, was meist umfangreich der Fall ist — von den Vorderflügeln sich unterscheiden durch Mangel an Zeichnung oder hellere Färbung. Oder sie werden wagerecht gehalten, wobei die Oberseite beider Flügelpaare fast ganz dem Lichte ausgesetzt ist, dementsprechend gleichen Färbungscharakter besitzt, der wieder harmoniert mit dem von Kopf, Thorax und vielfach mit dem gewohnten Ruheort (Mimicry, S. 405).

Wieder anders äussert sich der Einfluss des Lichtes bei Salamanderlarven. Sie erscheinen dunkel gefärbt wenn im Halbdunkel gezüchtet; unter sonst gleichen Verhältnissen aber im Lichte, in weissen Porzellanschalen gezüchtet, werden sie bleich durch Abnahme des Pigmentes in der Epidermis und Kontraktion der Chromatophoren.

Letzteres erscheint als Reizwirkung des Lichtes. Wir begegneten derselben bereits bei der chromatischen Funktion (S. 413). Sie ist auch bekannt von den Pigmentzellen im Insectenauge, die unter Einfluss der Belichtung sich verschieben und „Lichtstellung" einnehmen, wie ja ebenfalls

im Wirbeltierauge die Pigmentzellen der Retina im Licht pseudopodienartige Ausläufer aussenden und diese im Dunkel zurückziehen oder wenigstens ihr Pigment diese Lageveränderung ausführen lassen. Diese Reizbarkeit der Pigmentzellen ist hier Schutzeinrichtung, indem es die Sehzellen optisch isoliert.

Andererseits scheint Lichtempfindlichkeit mancher Organe an Pigment gebunden zu sein. In Gestalt von Pigmentflecken befähigt es manche Tiere auf Änderung der Lichtintensität zu reagieren. Ihre plötzliche Abnahme sowohl als Zunahme erzielt diese Reaktion, die *Loeb* (1906) Unterschiedsempfindlichkeit genannt hat und welche der Anlass ist, dass manche Tiere in eine mehr oder in eine weniger stark erleuchtete Umgebung wandern und hierbei geleitet werden durch den Unterschied der Lichtintensität, deren Maximum oder Minimum, je nachdem sie hellliebend (photophil) oder lichtscheu (photophob) sind, sie gewissermassen beruhigt.

Man muss diese negative oder positive Photopathie — obwohl die Grenzen für uns noch nicht scharf sind — unterscheiden von der negativen und positiven Phototaxis, worunter wir den Trieb verstehen, der die Bewegung der Tiere in der Weise beeinflusst, dass sie nach der Lichtquelle gerichtet ist, also zusammenfällt mit der Richtung der Lichtstrahlen. Sie kommt bei bilateral symmetrischen Tieren zum Ausdruck. Wenn daher ein Schmetterling sich so orientiert, dass sein Kopf der Sonne zugekehrt ist, so geschieht das kraft dieses Triebes, nicht weil er ein Minimum von Schatten erzeugen will, der ihn seinen Feinden verraten könnte, wie wohl behauptet wurde. Es ist derselbe Trieb, der am Abend die Insecten in das Licht der Flamme, die Zugvögel in die Laterne des Leuchtturmes treibt. *Loeb*, der viel Licht über diese dynamischen Erscheinungen verbreitete, fasste sie unter dem Namen Heliotropismus zusammen. Wir wollen aber mit *Graber*, *Davenport* u. a. diesen Ausdruck bewahren für die bereits auf S. 374 besprochene Beeinflussung der Wachstumsrichtung durch das Licht und für die Beeinflussung der Richtung festsitzender Tiere durch das Licht. Namentlich *Loeb* wies nach, dass es unter letzteren Arten gibt, wie der Hydroidpolyp Eudendrium, die positiv heliotropisch sind, indem die Polypenköpfchen sich dem Sonnenlicht zukehren, ebenso wie die Röhrenwürmer Spirographis, Serpula u. a. diesem entgegenwachsen. Es handelt sich also um Reaktionen, die identisch sind mit dem von Pflanzen so bekannten Heliotropismus.

Es fehlt auch nicht an Schutzeinrichtungen gegen das Licht. Bekanntlich entziehen sich viele Tiere zu grosser Intensität desselben durch Verkriechen, andere, wie planktonische Organismen dadurch, dass sie am Morgen aus der Oberfläche in tiefere Wasserlagen herabsteigen, um am Abend mit abnehmender Tageshelligkeit wieder emporzusteigen. Da diese periodischen täglichen Tiefenwanderungen auch durch aktiv bewegliche Tiere ausgeführt werden, erklärt *Loeb* (1908) sie als Äusserung negativen Heliotropismus, der in positiven umschlägt, sobald eine kühlere, lichtarme Lage erreicht ist, in welcher aber die Lichtintensität noch ausreicht für ihre heliotropische Empfindlichkeit. Nach *Steuer* (1901) fehlt aber diesen täglichen Vertikaloszillationen des Plankton das Maschinenmässige. Schon dadurch, dass die verschiedenen Planktonkomponenten sich verschieden verhalten, ferner dadurch, dass die heliotropische Reizbarkeit, wenigstens bei den entomostraken Krebsen des Süsswassers,

mit dem Alter sich stets mehr verliert. Die Vertikalwanderungen werden offenbar auch noch durch andere „Tropismen“ beeinflusst.

Wiederholt wurde auf die Bedeutung des Pigmentes als Schutz gegen Durchstrahlung aufmerksam gemacht, auch wurde die Lichtstellung der Pigmentzellen im Auge der Insecten und Vertebraten als optischer Schutz für die Sehzellen hervorgehoben. In derselben Richtung wirkt die Iris des Wirbeltierauges. Der Pupillarrand derselben besitzt bei einer Anzahl Fische, namentlich solchen des untiefen Wassers, deren Augen nach oben gerichtet sind, eine oft sehr kompliziert gebaute kontraktrile Falte (Operculum pupillare), die als Vorhang das Eindringen der von oben einfallenden Lichtstrahlen (Fig. 19) mässigt. Auch die Augenlider sind hier zu nennen, deren Verschluss Lichtschutz erzielt. Da durch sie der vor dem Auge gelegene, mit zarter Schleimhaut bekleidete Conjunctivalsack zustande kommt, ist damit eine für grabende Säuger wenig praktische Einrichtung gegeben, da eindringende Erde leicht zu Entzündungen führen muss. Die unterirdisch lebenden Nager (Spalax, Heterocephalus, Bathyergidae) und Insectivoren (Talpa, Chrysochloris) haben denn auch eine enge Lidspalte. Sie schliesst sich gar bei einzelnen (Spalax, Chrysochloris), so dass der rudimentäre Augapfel ganz unter der Haut liegt. Auf solche Momente lässt sich die Rückbildung des Auges des Gangesdelphins (Platanista) nicht zurückführen, schwierig auch auf den Schlammgehalt des Wassers, denn andere Flussdelphine zeigen von solcher Rückbildung nichts.

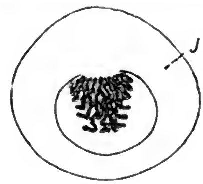


Fig. 19.
Iris (J) des Plattfisches Psettodes erumei mit kompliziertem Verhang, der in den Pupillarraum herabhängt.

4. Einfluss des Mediums (Wohnraumes).

Schon dem Laien sind die Begriffe: Wasser-, Land- und Lufttiere geläufig. Er erkennt damit eine Beziehung zwischen dem tierischen Organismus und dem Medium, in welchem er lebt. Näheres Zusehen befestigt dies und lehrt, dass ausser den bereits genannten Einflüssen, die den Organismus treffen und gleichfalls mithelfen, seine Umgebung zu bilden, auch der Wohnort als solcher, sein Lebensraum (Öcumene), von eingreifendstem Einfluss ist.

Von dieser Öcologie in engerem Sinne sollen zunächst die Wassertiere in Beziehung zu ihrem Wohnraum betrachtet werden.

Die Bewohner des Wassers sondern sich in die des Meer-, Süss- und Brackwassers.

Die Meerestiere bewohnen ein Gebiet, das ca. $^5/_8$ der Erdoberfläche einnimmt und trotz scheinbarer Eintönigkeit grosse Verschiedenheit darbietet. Zunächst scheidet es sich nach physikalischen Bedingungen in die oberflächlichen Meeresräume, die vom Sonnenlicht durchleuchtet werden und somit auch pflanzlichen Organismen die nötigen Lebensbedingungen geben, um zu assimilieren und damit organische Substanz zu produzieren. Als untere Grenze hierfür gelten 100 Faden oder rund 200 m Tiefe. Unterhalb derselben

beginnt die lichtlose oder wenigstens lichtarme Tiefsee. Neuerdings hat man diese Grenze bis zu 400 m verschoben, da bis zu dieser Tiefe pflanzliches Plankton, wenn auch spärlich, vertreten sei, woraus man auf ein ebentiefes Eindringen des Sonnenlichtes schloss. Für die 100 Fadenlinie, die allerdings ebensogut wie jede andere Grenzlinie eine einigermassen künstliche ist, sprechen aber noch andere Momente, die zutage treten, wenn wir mit *Pfeffer* (1899) die Meeresräume in fünf verschiedene Wohnstätten für die Tiere verteilen, welche abweichende Lebensbedingungen darbieten und dementsprechend auch von verschiedenen Formen besiedelt sind.

Für die planktonischen und nektonischen Tiere bieten die offenen Meere eine obere oder oberflächliche Zone, das Pelagial, deren untere Grenze wir bei 200 m annehmen. Sie wird bewohnt vom pelagischen Plankton, dessen Eigentümlichkeiten (S. 375) und tägliche vertikale Wanderungen früher (S. 444) besprochen wurden.

Darunter liegt die lichtlose Tiefsee, das Bathybial, das im Mittel 3680 m tief ist, aber bis 9636 m Tiefe erreichen kann (Nerotief bei Guam). Hier fehlen die Einflüsse der Jahreszeiten, der Winde, der Strömungen und die Temperatur ist eine im allgemeinen niedrige und fällt allmählich mit der Tiefe, manchenorts bis 2° C und weniger. Sie ist der Wohnort mancher nektonischer Tiefseetiere und des bathypelagischen Planktons. Zusammen mit dem pelagischen bildet es nach *Haeckel* das ozeanische Plankton, im Gegensatz zum neritischen oder Küstenplankton, das erheblich reicher ist; einesteils durch an das Küstenwasser gebundene litorale Tiere, andernteils durch zahlreiche Larven von Bodentieren, die wir auf S. 371 als vagiles und sessiles Benthos kennen lernten.

Für letztere, an den Boden gebundene Tiere scheidet sich das Meer in 3 weitere, vertikal untereinander gelegene Wohnräume. Zunächst unterscheiden wir die Flachsee und das längs der Böschung der Kontinente und Inseln gelegene Flachwasser oder das litorale Gebiet. Es reicht von der Ebbezone bis ca. 200 m Tiefe. Sein Boden ist bedeckt mit vom Lande herrührenden, litoralen Ablagerungen, wie Gesteine, Kies, Sand; es ist von der Sonne durchleuchtet mit dementsprechender Vegetation; es steht unter dem Einfluss meteorologischer Erscheinungen an der Oberfläche, und weist dementsprechend Temperaturschwankungen, sowie tägliche und jahreszeitliche Schwankung der Belichtung und Strömungen auf; auch steht sein Salzgehalt unter dem Einfluss der Flüsse des benachbarten Landes. Namentlich in seinen oberen Lagen, am allermeisten in dem als Strand bezeichneten Gebiete, das bei Hochwasser überflutet wird und zwischen der Flut- und Ebbelinie liegt, sind die Tiere eurytherm, vielfach auch euryhalin, lichtliebend und vielfach an Pflanzenkost oder Stranddetritus gebunden. Sie haben gute locomotorische Apparate, sind, wenn sie nicht sessil sind, häufig imstande, sich festzulegen oder anderswie zu schützen gegen Wellenschlag und Strömungen.

Unterhalb 200 m ist die Böschung der Kontinente und Inseln, sowie die benachbarten Meeresteile, etwa 200 Seemeilen weit von der Küste, — es sei denn, dass diese steil ist und der Niederschlag grosser Flüsse fehlt — von feinkörnigem Schlick bedeckt, der sich vom benachbarten Lande herleitet und von *Krümmel* hemipelagisch genannt wird. In diesem Unter-

wasser oder sublitoralen Gebiet herrschen bereits die soeben genannten Verhältnisse der Tiefsee vor. Seine Fauna ähnelt in mancher Beziehung der des polaren Flachwassers. Sie rekrutiert sich zum grossen Teil aus Schlammfressern, die dem kontinentalen Detritus genügende Nahrung entnehmen und ist erheblich ärmer als die des Flachwassers.

Das gilt in noch stärkerem Maasse für das fünfte Wohngebiet: das Tiefwasser, das dem Boden der freien Ozeane entspricht. Seine Bodenbedeckung entstammt nicht mehr den Küsten; sie besteht vielmehr aus ozeanischen oder eupelagischen Sedimenten, die sich zusammensetzen aus den Gehäusen und Skeleten planktonischer Organismen, die namentlich an der Oberfläche lebten und deren Leichen als beständiger, feiner Regen zu Boden sinken. Sie bilden hier kieselhaltige Niederschläge: Diatomeen- und Radiolarien-Schlamm, insoweit sie von genannten Organismen herrühren. Die Niederschläge bestehen aus Kalk, wenn sie von den Gehäusen von pelagischen Mollusken (Heteropoden- und Pteropoden-Schlamm) oder von Foraminiferen (Globigerinen-Schlamm) oder von pelagischen Algen (Coccolithophoridae) sich herleiten.

Hier sei nur angedeutet, dass das Vorkommen dieser Sedimente und ihr Nährwert je nach der organischen Beimengung sehr verschieden ist. Dem entspricht die in der Tiefsee lebende Fauna, die aber stets eine arme ist. Ganz besonders gilt das für die allertiefsten Gebiete, die über ungeheure Räume sich ausdehnen. Sie sind mit rotem Tiefseeton bedeckt, der nur dürftige Nahrung enthält, und da sie ausserhalb grosser Meereströmungen mit reichem Nährmaterial liegen, das zu Boden sinken könnte, beherbergen sie nur eine äusserst arme Fauna, wie namentlich *A. Agassiz* (1906) erfuhr.

Ähnliche Wohngebiete bieten auch die Süsswasserseen, da die physikalischen Verhältnisse der Belichtung und des Bodens gleichfalls drei Gebiete unterscheiden lassen. Das Plankton des Pelagials der Seen unterscheidet man gegenüber dem marinen Haliplankton, als Limnoplankton. Es kann ein pelagisches oder ein abyssales (bathypelagisches) sein.

Weiter schliesst an die Uferregion, die eine Flora besitzt, eine Tiefenregion an, die nach *F. A. Forel* (1904) charakterisiert ist durch den Mangel an Pflanzen. Für den benötigten Sauerstoff und für die Nahrung muss deshalb durch Zufuhr durch Strömung und anderswie gesorgt werden.

In Bächen und Flüssen treten mechanische Momente in den Vordergrund, entsprechend der Kraft ihres Gefälles, wonach die Tiere sich sortieren in solche, die die ruhigeren Teile aufsuchen oder stärker fliessendes Wasser ganz meiden und in andere, die auch solchem sich aussetzen können. Letztere sind entweder gute Schwimmer, die dann meist rheotaktisch (S. 397) ihre Längsachse parallel zur Stromesrichtung stellen, oder sie graben sich ein, schützen sich unter Steinen, sind festsitzend oder haben Klammerorgane, Saugscheiben oder dgl., um sich festzuhalten.

Dem Süsswasser fehlen Formen, in deren Lebenszyclus bewimperte oder sonstwie zarte Larven auftreten, entweder ganz (Echinodermen, Gephyreen, Brachiopoden, Tunicaten) oder sie treten sehr zurück (Schwämme, Cnidarier Borstenwürmer, Bryozoen). Letztere haben dann noch meist eine besondere Art der Fortpflanzung durch Brutknospen erworben, wie die Gemmulae

der Süsswasserschwämme, die Statoblasten der Bryozoen, Ephippien der Wasserflöhe, Eikokons der Blutegel u. dgl. mehr. Ihre resistente Umhüllung schützt den Inhalt gegen Austrocknen und gegen mechanische Insulte. Sie geben einem Jugendstadium von bereits weit geförderter Entwickelung das Leben, womit das Auftreten zarter Larven unterdrückt ist.

Folgenden Beispiele bestärken die Überzeugung, dass dies in ursächlichem Zusammenhang steht mit den Fährlichkeiten (starker Strom, Austrocknung, Temperaturunterschiede, Verunreinigung), die das Süsswasser als Wohnraum in erheblicherem Maasse auszeichnen als das Meer. Unter den Süsswassermuscheln wird nur bei der aus dem Brackwasser eingewanderten Dreissena noch ein freischwimmendes Larvenstadium wie bei marinen Muscheln angetroffen. Die übrigen behalten ihre Brut in den Kiemen bis sie weit herangewachsen ist (Cyrenidae) oder sie wird in einem Stadium ausgestossen, dass sie sich mit geeigneten Haftapparaten an Fischen anheften kann und auf ihnen parasitierend die Endstadien ihrer Entwickelung durchmacht (Najaden). Unter den Süsswasserschnecken treten lebendig gebärende auf (Paludina), oder sie zeichnen sich gegenüber den marinen durch Ablage weniger zahlreicher, aber grösserer Eier aus. Letzteres zeigen auch die Süsswassercrustaceen (Krebse, Krabben, Asseln, Gammariden). Es handelt sich dabei um Zunahme des Dotters, was dem Embryo gestattet, gegenüber den freien Larvenstadien der marinen Verwandten, seine ganze Entwickelung im Ei durchzumachen. Deutlich lehrt dies Vergleichung der Brackwasserform des Palaemonetes varians mit der Süsswasserform, welche letztere 8 mal so voluminöse Eier und eine abgekürzte Metamorphose hat und weit reifer geboren wird (*Boas* 1889). Auch die Eier der im Süsswasser laichenden Fische haben im allgemeinen einen umfangreichen Dotter, sind damit aber weniger zahlreich.

Die Beantwortung weiterer Fragen, die uns die Süsswasserfauna vorlegt, erheischt, dass wir erst die des Brackwassers untersuchen.

B r a c k w a s s e r ist kein festumschriebener Begriff. Es ist eine Mischung von Süss- und Salzwasser, etwa von $^1/_2$ bis 1 ‰ Salzgehalt, die sich noch am ehesten als salzarmes Meerwasser bezeichnen lässt. Wir werden eine B r a c k w a s s e r f a u n a erwarten an Flussmündungen, Ästuarien und in engeren Meeresteilen, in die Süsswasser reichlich einströmt. Da es sich um die Fauna eines Mischgebietes handelt, in welchem sich Meer und Fluss die Hand reichen, so wird man geneigt sein, dieselbe einfach für einen Auszug aus der lokalen Meeres- und Süsswasserfauna einer bestimmten Gegend zu halten, aus solchen Repräsentanten beider Media sich zusammensetzend, die imstande sind, in schwach salzigem Wasser zu leben. Wäre dem so, so hätte die Brackwasserfauna einen ausschliesslich lokalen Charakter, wechselnd je nach der Lokalität. Dies ist aber nur z. T. wahr. Neben den von Ort zu Ort wechselnden lokalen Arten enthält sie auch weit, z. T. selbst universal im Brackwasser verbreitete Elemente, die allerwärts das Brackwasser vorziehen. Soweit es marine Formen sind, müssen sie in erster Lininie e u r y h a l i n, d. h. fähig sein, erheblichen Wechsel des Salzgehaltes ertragen zu können.

Dies führt uns auf die Frage nach dem E i n f l u s s d e s S a l z g e h a l t e s d e s W a s s e r s a u f d e n t i e r i s c h e n O r g a n i s m u s. Unter den Faktoren, die Süss- und Meerwasser unterscheiden, wie geringere Konstanz der Temperatur des ersteren, Schwankungen der Wassermenge, der Stromstärke.

Verunreinigung, ist der wichtigste der Salzgehalt. Derselbe beträgt im Meere im Mittel 35 ‰ und besteht zu 89 % aus Chlorverbindungen, und zwar ganz überwiegend aus Kochsalz, von dem das Flusswasser im Mittel nur 0,04 ‰ enthält. Zunahme sowohl wie Abnahme des Salzgehaltes ändert zunächst den osmotischen Druck des Protoplasmas der Tiere. Damit ist Süsswasser- sowohl wie Meerestieren eine Grenze gesteckt, es sei denn, dass sie fähig sind, diese Änderung zu ertragen.

Experimente, wobei Süsswassertiere in Meerwasser von verschiedener Konzentration versetzt wurden, lieferten kaum praktisch verwertbare Schlüsse, da im allgemeinen wasseratmende Süsswassertiere nicht wieder in das Meer einwandern. Es sei denn, dass man eine Anzahl Wanderfische hierher rechnen will. Bekanntlich sind diese von zweierlei Art. Die Mehrzahl nennt man potamodrom (anadrom), da sie aus dem Meere in die Flüsse aufsteigen, um zu laichen. Ihre Wiege und damit ihre eigentliche Heimat ist das Süsswasser, wie beim Lachs, Maifisch, Stör, Seepricke u. a. unserer Flüsse. Umgekehrt ist der Aal thalassodrom (katodrom), da er sich aus den Flüssen Nord-Europas zum Laichen in das mehr als 1000 m tiefe Wasser, westlich von Irland begibt, von wo die sehr jungen Aale (Monté) später dann wieder in die Flüsse einwandern.

Diese Fische müssen maximal euryhalin sein. Ihre Hautdecke sowohl wie das Epithel ihrer Kiemenblättchen muss nahezu impermeabel sein, andernfalls würde z. B. mit ihrem Eintritt aus dem Meer in die Flüsse, durch Endosmose Eintritt von Süsswasser in ihr Gewebe statthaben und durch Cytolyse zu ihrem Tode führen oder dies geschähe durch Austritt von Salzen aus ihren Geweben unterhalb eines für ihr Leben benötigten Minimums. Ihre Körperbedeckung darf in Hauptsache also nur für Gase durchgängig sein, wobei vielleicht der Schleimüberzug eine Rolle spielt. Das muss auch gelten für den gewöhnlichen Stichling, von dem allgemein bekannt ist, dass man ihn straflos direkt aus Süss- in Salzwasser überbringen kann. So abrupt ist der Übergang für die Wanderfische nicht, die stets erst ein Brackwassergebiet zu passieren haben.

Die hierbei auftretenden physikalischen Einflüsse der Änderung des osmotischen Druckes gelten nun überhaupt bei Einwanderung aus dem Meere in Süsswasser, die unser besonderes Interesse verdient. Wir nahmen doch oben schon an, dass die Tierwelt in den Ozeanen entstand, deren Zusammensetzung sich seitdem kaum änderte. Dafür zeugen die auf S. 354 genannten Brachiopoden und Mollusken, die als Dauertypen aus den kambrischen und silurischen Meeren bis in unsere heutigen hineinragen. Von einer marinen Urfauna aus wurden allmählich Flüsse und Seen bevölkert unter denselben erschwerenden Umständen wie heute. Ausgeschlossen waren Formen, die für den Aufbau ihrer Gewebe der Seesalze bedürfen oder deren Larven, mechanischer Gründe wegen, nicht in Flüsse eindringen können (S. 448); ferner sämtliche Formen, deren äussere Bedeckung permeabel ist für einen osmotischen Austausch, der zu Cytolyse führte und denen die Fähigkeit abging, osmotischen Änderungen dauernd Widerstand zu bieten und die Körperflüssigkeit in einer bestimmten Konzentration zu erhalten (vergl. Sumner 1905), wie ja bekanntlich das Blut der Süsswasserfische salzreicher ist als ihr Medium.

Für die erfolgreichen Einwanderer ging der Weg zum Süsswasser durch das Brackwasser. Verschiedenen Orts hat nun die Natur gewissermassen ein Versuchsfeld für den Einfluss des verminderten Salzgehaltes. Eines derselben ist die Ostsee, deren Salzgehalt von West nach Ost beständig abnimmt und damit die Zahl mariner Arten, wie folgende Tabelle von *Brandt* (1897) lehrt:

	Kattegat	Kieler Bucht	Ostseebecken	Bottnischer Meerbusen
Salzgehalt	30—20‰	15‰	8‰	5—2‰
Ascidien	20 „	5 „	— „	— „
Muscheln	88 „	23 „	6 „	4 „
Prosobranchier	85 „	17 „	3 „	1 „
Dekapoden	55 „	9 „	2 „	(1) „
Amphipoden	113 „	18 „	11 „	5 „
Isopoden	41 „	7 „	7 „	3 „
Chätopoden	133 „	43 „	9 „	1 „
Bryozoen	65 „	17 „	1 „	1 „
Echinodermen	36 „	6 „	(2) „	— „
Actinien	16 „	4 „	— „	— „
Hydroiden	48 „	15 „	1 „	1 „
Schwämme	26 „	13 „	— „	— „

Neben diesem auswählenden, eliminierendem Einfluss besteht ein umformender. Er äussert sich am auffälligsten in der Abnahme der Grösse, die bei fast allen Ostseeorganismen parallel zur Abnahme der Salinität statthat, wofür die Maximalgrösse einiger Muscheln ein Beispiel liefern:

	Kieler Bucht	Finnischer Meerbusen	Bottnischer Meerbusen
Mytilus edulis	110 mm	27 mm	21 mm
Mya arenaria	100 „	77—55 „	36,5 „
Cardium edule	44 „	22 „	18 „
Tellina baltica	23 „	17 „	15 „

Ein weiteres Beispiel entnehmen wir folgendem. Am Ende der Eiszeit stand die Ostsee über Schweden in weiter Verbindung mit der Nordsee und ihr östlicher Teil, vermutlich über dem Ladoga-See, mit dem Weissen Meere. Von dorther wurde ihr salzreiches Wasser mit arktischen Tieren besiedelt, die wir auch heute noch im Eismeere antreffen. Auch als die Ostsee im Osten abgeschlossen und süsser wurde, erhielten sie sich, also weit entlegen von ihrem eigentlichen Verbreitungsgebiet. Solche Tiere nennt man Relikten. Die uns hier interessierenden (Idotea entomon, Mysis oculata var. relicta, Pontoporeia affinis, Stichaeus islandicus u. a.) sind nun kleiner als die Exemplare des Eismeeres. Dies dürfen wir ansehen als auf Vererbung beruhende Degeneration infolge des Einflusses der örtlichen Lebensbedingungen, die auf zahlreiche Generationen einwirkten. Daraus folgt nicht, dass die Verkümmerung der übrigen Ostseetiere eine gleiche Degeneration sei. Bei vielen ist es nach *Brandt* nur Hemmungserscheinung, die während des individuellen Lebens eintrat infolge von Einwirkung von schwächer salzigem Wasser.

Deutlich lehrt das die Besiedelung des anfänglich süssen Kaiser-Wilhelm-Kanals mit Miesmuscheln. Seit August 1895 wurde aus der Kieler Bucht Meerwasser in denselben eingeleitet und damit Miesmuschellarven. Im Jahre 1896 hatten sich Miesmuscheln angesetzt, die, gleichaltrig, von Ost nach West an Grösse abnahmen, entsprechend der Abnahme des Salzgehaltes. Dementsprechend trat auch die Geschlechtsreifheit bei stets kleineren Exemplaren auf. Da hier die Sprache war von nur einer Generation, handelt es sich also um eine individuelle Hemmungserscheinung (*Brandt* 1897). Solche Hemmungserscheinung erkannte auch *Pelseneer* (1906) bei Experimenten mit marinen Larven, die in Wasser mit vermindertem Salzgehalt gezüchtet wurden. Ihre Entwickelung wurde verzögert im Maasse der geringeren Salinität. Leicht wird dies zu den uns bereits bekannten Zwergformen führen.

Welch tiefgreifende Folgen geringe Unterschiede im Salzgehalt haben können, sei am Winterhering der schwedischen Westküste demonstriert. Sein Auftreten (Heringsjahre) dort ist gebunden an sog. Bankwasser von 32 bis 33‰ Salzgehalt. Wird dies vom Westen her verdrängt durch atlantisches Wasser von 35‰, so bleibt der Hering aus und die Fischerei liegt darnieder.

Kehren wir zur Süsswasserfauna zurück und fragen nach ihrem Ursprung, so unterscheiden wir (*Weber* 1894, 1897):

1. Universale Süsswassertiere, die allgemein über die Erde verbreitet sind oder wenigstens über sehr ausgedehnte Gebiete. Sie verdanken dies teils ihrem geologisch hohen Alter, teils ihrer meist geringen Grösse, wodurch sie leicht verschleppbar sind von Wasser zu Wasser. Zu diesem Zwecke sind ihre Keime mit Einrichtungen versehen, die sie geeignet machen, Trockenheit, Temperaturwechsel u. a. auszuhalten und die ihren Transport durch Wind, Wasservögel, Wasserinsecten und andere mechanische Agentien (S. 463) erleichtern. Hierdurch erklärt sich auch die Besiedelung isolierter Gewässer in Wüsten und Gebirgen. In 2500 m hoch gelegenen Schweizer Seen traf man noch Protozoen, Rädertiere und Daphniden an, die dorthin nur durch Verschleppung gelangen konnten. Erstere im Schlamm an den Füssen von Wasservögeln, die Daphniden dank ihrer Wintereier (Ephippien), die leicht an deren Gefieder hängen bleiben.

2. Regionale Süsswassertiere, die eine lokale, wenigstens begrenztere Verbreitung haben. Wir teilen sie ein in:

a) Lokale echte Süsswasserbewohner, die, geologisch gesprochen, alte, autochthone Bewohner eines Gebietes sind. Soweit es grössere Tiere sind, fällt für sie Verschleppung weg; ihre Verbreitung erklärt sich nur durch bestehenden oder ehemaligen Zusammenhang der Länder, deren Süsswasser gleiche „lokale" Bewohner hatte. Hierauf beruht, dass geschwänzte Amphibien den Tropen und der südlichen Hemisphärer ganz fehlen, desgleichen die Ganoiden. Regional können aber auch kleinere Tiere sein. So fehlen z. B. dem indoaustralischen Gebiet die aus unserer Fauna wohlbekannten Asellus, Gammarus, Branchipus und Apus, obwohl die Eier der beiden letzteren gerade für Verschleppung geeignet sind. Auch lässt sich nicht behaupten, dass sie etwa geologisch jünger seien als z. B. viele universale Süsswasserschwämme, Moostierchen und Entomostraca.

b) Marine Süsswasserbewohner, deren mariner Ursprung, wenn auch in verflossener Zeit, mit Sicherheit nachgewiesen werden kann. Sie sind von zweierlei Art.

α) Relikten-Tiere. Ursprüngliche Meerestiere, die in Süsswasserbecken leben, von denen geologisch erwiesen werden kann, dass sie früher mit dem Meere in Verbindung standen, allmählich von demselben abgeschlossen und ausgesüsst wurden. Einzelne wurden bereits auf S. 450 genannt. Viele andere wurden mit Unrecht dafür gehalten, da sie nicht aus dem Meere „zurückgelassen" wurden, sondern aus demselben einwanderten in Süsswasserbecken, die daraufhin fälschlich für Reliktenseen gehalten wurden (*Credner*).

β) Marine Immigranten. Sie kamen schon oben zur Sprache, wo auch dargelegt wurde, welche Schwierigkeiten sie zu überwinden haben. Es können passive Einwanderer sein, die aber nur eine untergeordnete Rolle spielen, da es hauptsächlich Parasiten sind, die auf Crustaceen und Fischen eingeschleppt wurden. Unvergleichlich zahlreicher sind die aktiven Einwanderer, deren Zahl von den Polen zum Äquator zunimmt, wie das zuerst *v. Martens* (1857) erkannt hat in den Worten: „Die Ähnlichkeit der gesamten Süsswasserfauna mit der gesamten Meerfauna nimmt vom Pol gegen den Äquator zu." Er erklärte dies daraus, dass in der Tropenzone die Temperaturverhältnisse der süssen Gewässer sich am meisten denen des Meeres nähern und damit auch die Bevölkerung desselben. Vielleicht sind mit mehr Recht andere Faktoren zu nennen. Einer drängt sich auf, wenn wir mit *Pelseneer* (1906) sehen, dass die Zuflüsse des Schwarzen Meeres und die der Meere des indo-australischen Archipels und Hinterindiens, Flusssysteme also und zugehörige Seen, die auffallend reich sind an marinen Einwanderern, in Meere sich ergiessen von geringer Salinität. Man könnte daran denken, dass damit für Einwanderer aus diesen Meeren in die brackischen Mündungen der Flüsse und in diese selbst weniger grosse osmotische Unterschiede zu überwinden wären. Weitere Untersuchung hat dies zu prüfen.

Wir nahmen früher schon an, dass die Erde vom Meere aus besiedelt sei, entweder direkt oder erst vom Süsswasser aus. Die entgegengesetzte Ansicht hat aber auch ihre Vertreter gefunden (*Simroth* 1891) und in der Tat lassen sich Tiere nennen, die, von Landtieren abstammend, an das Wasserleben sich angepasst haben, z. B. die Wasserschlangen, die entsprechend ihrer pelagischen Lebensweise einen seitlich abgeplatteten Ruderschwanz sich erwarben die zahlreichen Wasservögel mit Schwimmfüssen, verschiedene Insectenfamilien mit Ruderbeinen oder anderen Schwimmeinrichtungen, unter denen der Wasserläufer Halobates sich sogar wieder auf das Meer begeben hat. Auffallender noch sind die Süsswasser-Lungenschnecken. Bei ihnen ist die Lunge, die infolge des Landaufenthaltes der Vorfahren an Stelle einer Kieme trat, wiederum fähig nach Art einer Kieme im Wasser zu atmen, falls das Tier sich in tiefem Wasser aufhält. Obenan stehen aber die Walfische durch den Reichtum ihrer Anpassungen an das Wasserleben, trotzdem sie zweifelsohne von Landtieren abstammen.

Es lassen sich weitere Beispiele anführen, ohne dass damit unser Ausgangspunkt erschüttert wird. Ihn historisch zu verfolgen, liegt nicht auf unserem Wege, wohl aber an einzelnen Beispielen den Einfluss des Wechsels des Aufenthaltes

zu illustrieren. Zwei Organsysteme wurden am direktesten getroffen durch den Übergang aus dem Wasser in die Luft. Zunächst die Hautdecke im weitesten Sinne, die wenigstens in ihrer tiefsten Lage beschützt werden musste gegen Austrocknen. Bei Wirbeltieren geschieht dies durch Verhornung ihrer oberen Lagen: ein chemischer Prozess, nicht einfach ein Trockenwerden derselben. Landnemertinen, Landplanarien und Landschnecken schützen ihre nackte Haut durch Schleim; letztere nebenher durch ein Gehäuse, das bei zunehmender Trockenheit durch einen Deckel geschlossen werden kann.

Zweitens werden die Organe der Atmung beeinflusst. Bei Landtieren geschieht die Atmung nicht mehr durch Austausch der Gase des Blutes gegen solche, die dem Wasser beigemischt sind, sondern gegen solche der atmosphärischen Luft. Wird Kiemenatmung beibehalten, so muss die zarte Haut der Kiemen, durch welche die Diffusion der Gase statthat, gegen Eintrocknen geschützt sein. Dies erzielen auf dem Lande lebende Asseln und Orchestien durch Aufenthalt an feuchten Orten unter Blättern, Steinen, Holz. Bei Landkrabben sind die Kiemen in Kiemenhöhlen geborgen, deren Membran ebenfalls an der Luftatmung sich beteiligen kann, mit dementsprechender Gefässverteilung. Echte Luftatmung besorgt bei Labyrinthfischen das in der Kiemenhöhle gelegene Labyrinthorgan und dessen Höhle, wodurch diese Fische, die namentlich dem tropischen Asien angehören, befähigt werden zeitweilige Austrocknung oder Verschlechterung ihrer Wohnwasser auszuhalten (Fig. 20). Andere helfen sich anders; so atmet Protopterus, wenn er sich im Schlamm des eingetrockneten Flussbettes eingekapselt hat (S. 340), vermittelst der Hautgefässe seines Schwanzes und vermutlich hat in diesem auch der Schlammhüpfer Periophthalmus, wenn er sich auf seiner Strandwanderung weit ausserhalb des Meeres begibt, ein wichtiges Hilfsorgan für seine Atmung. Meist aber traten Tracheen oder Lungen an Stelle von Kiemen (Insecten, luftatmende Wirbeltiere).

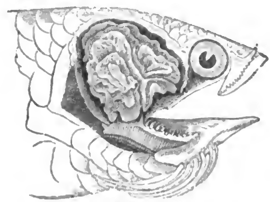


Fig. 20.
Geöffnete Kiemenhöhle von Anabas mit dem Labyrinthorgan: einem Komplex dreier unregelmässiger Knochenplättchen, die vom 1. Kiemenbogen ausgehen und in deren Schleimhaut sich die Kiemenarterien wundernetzartig verteilen und Atmung atmosphärischer Luft ermöglichen. (Nach *A. Günther*.)

Der Wechsel des Mediums muss sich auch äussern in den Geschehnissen der Fortpflanzung. Wurden von den aquatilen Vorfahren die Eier im Wasser abgelegt, so wird dieser Modus vielfach beibehalten. So hat bei vielen Amphibien, die sich ganz an das Leben auf dem Lande angepasst haben, Begattung und Eiablage noch im Wasser statt. Bei der Geburtshelferkröte aber, die Brutpflege (s. u.) übt, indem das Männchen die Eischnur um die Hinterbeine trägt, begibt sich das Männchen erst ins Wasser, wenn die Larven aus dem Ei kommen; danach verlässt es aber das Wasser sofort wieder. Dann gibt es Amphibien, bei denen die ganze Entwickelung auf dem Lande geschieht, wobei verschiedene Vorkehrungen das fehlende Wasser ersetzen müssen (s. u.). Wieder in anderen Fällen haben die Eier bedeutende Grösse durch Vermehrung des Dotters,

der Durchlaufen der Metamorphose im Ei ermöglicht (Coecilien). Dies ist auch der Fall bei Landkrabben (Telphusa-Arten), die notorisch von Süsswasserkrabben sich herleiten; nach *de Man* in noch auffallenderem Maasse bei der marinen Krabbe Sesarma, die aber bereits in den Unterlauf der Flüsse vordringt. Von ihr unterscheidet sich die Untergattung Geosesarma, die weit vom Meere in Wäldern lebt, durch weit grössere, aber dementsprechend wenig zahlreiche Eier.

Während bei unseren heimischen Wassermolchen Begattung und Eiablage im Wasser statthat, gebiert der gefleckte Erdmolch etwa 30 bereits vierbeinige Jungen, aber noch mit äusseren Kiemen, die er im Wasser absetzt. Beim schwarzen Erdmolch geht die Anpassung an den Landaufenthalt aber noch weiter. Nur 2 Junge durchlaufen auf Kosten der übrigen Eier ihre Metamorphose im Uterus und werden so vollkommen geboren, dass sie des Wasseraufenthaltes nicht mehr bedürfen. Werden sie aber kurz nach dem Verlassen der Eihülle dem Uterus entnommen, so lassen sie sich auch im Wasser aufziehen, während umgekehrt der gefleckte Erdmolch durch Entziehung von Wasser gezwungen werden kann, dass seine Jungen die Metamorphose im Mutterleibe vollziehen. Sie sind dann allerdings weniger zahlreich, denn ebenso wie beim schwarzen Molch degenerieren eine Anzahl der Eier zu einem Speisebrei, der von den sich entwickelnden Jungen aufgefressen wird.

Vorstehendes sind weinige Beispiele von Anpassungen, die der Wechsel des Mediums den Tieren aufnötigt.

Wie dieser Wechsel im allgemeinen statt hatte, liegt ausserhalb unserer Aufgabe. Wir dürfen aber annehmen, dass wenn der Übergang zum Lande vom Meere aus vor sich ging, er am ehesten an Strandbewohnern zum Austrag kam, deren Wohngebiet ja mit den Gezeiten überflutet oder trocken gelegt wird. Viele Strandbewohner führen ja bereits ein amphibiotisches Leben und verschiedene haben sich ganz an das Landleben angepasst (Gammariden, Krabben wie Birgus, Gecarcinus, Ocypoda, Sesarma).

Offenbar sind aber Süsswassertiere für den Übergang auf das Land geeigneter. Das Süsswasser ist ja stärkerem Temperaturwechsel als das Meer unterworfen sowie zeitweiliger Austrocknung; auch spielt bei ihm der Fortfall eines salzreichen Mediums keine Rolle (S. 449). Es lässt sich denn auch von einer nicht geringen Anzahl Landtieren Auswanderung aus dem Süsswasser feststellen. Telphusa- und andere Landkrabben-Arten wurden bereits genannt; die Gammaride Orchestia ist in Indien nur vom Lande bekannt. Vielleicht leitet auch ein Teil der Insecten, ebenso wie die Oligochaeten ihren Ursprung aus dem Süsswasser her.

Solche Auswanderer werden wohl, entsprechend ihrem Feuchtigkeitsbedürfnis, zunächst Sumpfgebiete bewohnt haben, dann feuchten Humus. Sie verkrochen sich in diesen, in Moos, unter Blätter, andere zogen sich in die Erde zurück. Solche Übergänge zeigen uns die limicolen und terricolen Würmer, die freilebenden Nematoden, Landnemertinen und Landplanarien, verschiedene Schnecken, terricole Rhizopoden, Infusorien und Bärtierchen. An solchen feuchten, jedenfalls schattigen Orten leben ausserdem zahlreiche Insecten, wenigstens ihre Larven, und mancherlei Tiere mit ganz anderen Wohnorten bergen hier wenigstens ihre Eier, um sie vor Austrocknen zu schützen.

Wie sehr das Sumpfgebiet seinen Bewohnern einen Stempel aufdrückt, lehren auch höher stehende Formen. Wir erinnern nur an die Sumpfvögel mit ihren langen Watbeinen, oder langen, weitspreizenden Zehen (Rallen) und langen Schnäbeln, geeignet im Schlamme zu bohren. Unter Säugetieren ist z. B. die Langhufantilope, der Tapir durch die breitere Sohlfläche der spreizbaren Zehen zum Aufenthalt in Sumpfgebieten geeignet.

Den äussersten Gegensatz zu diesem Wohngebiete liefern die baumlosen oder wenigstens baumarmen, mehr oder weniger ebenen, luft- und bodentrocknen Steppen. In ihren Charaktertieren unterscheiden sich hiervon nur wenig die Tundren, trotz ihrer Bodennässe und Luftfeuchtigkeit während der Vegetationszeit. Es sind schnellfüssige Tiere. Entweder flüchtige Herdentiere mit verlängerten Extremitäten und reduzierter Zehenzahl wie Pferde-, Antilopen- und Rinderarten oder solche, deren verlängerte Hinterbeine zu schnellem Sprunge befähigen: so die zahlreichen springenden Nager (Pferdespringer, Springhase, Springmaus), hüpfende Insectivoren (Macroscelididae), die Känguruhs australischer Steppen. Oder es sind gesellige, höhlengrabende Nager (Wühlmäuse, Lemminge, Ziesel, Bobak u. v. a.). Unter Vögeln die Trappen, verschiedene Hühner, Lerchen- und Ammernarten und Strausse.

Ungemerkt reihen ihnen die Wüstentiere sich an, nur dass sie der Nahrungsarmut des Wüstengebietes entsprechend, wenig zahlreich sind. Nackthäutige Amphibien fehlen ihm. Die Bewohner müssen mehr noch als in der Steppe starke Belichtung und Sonnenbrand, grossen Temperaturwechsel (wegen starker Ausstrahlung des Sandes), Trocknis und heftige, orkanartige Winde aushalten können. Ein hervorstechender Zug ist die fahle Färbung, die den gelblichen und bräunlichen Wüstentönen entspricht. Sie erscheint damit als Schutzfärbung und als Beispiel für die Erscheinung, dass Tiere eines Areales vielfach eine gleichartige Färbung zeigen. Um der Sonnenhitze zu entgehen, vergraben sich manche Reptilien tagsüber und jagen erst nachts, ähnlich die Springmäuse (Dipus). Als eine Anpassung gegen Verschleppung durch heftige Winde hat nach *Vosseler* zu gelten, dass bei auffallend vielen Heuschrecken der Wüste die Flugorgane verkümmert sind.

Nur spärlich sind die Tiere der Eis- und Schneewüsten. Ihres weissen Kleides, ihres Wärmeschutzes und Winterschlafes wurde schon gedacht.

Das Waldgebiet beherbergt Tiere, die feuchte, mehr gleichmässige Temperatur und Schatten lieben. Als Baumbewohner haben viele Klettervorrichtungen: Kletter- und Greiffüsse, einen Greifschwanz, Haftscheiben Andere haben einen Fallschirm, der zu weiten Sprüngen von Baum zu Baum befähigt. Viele sind Frucht- und Blattfresser oder Holzbohrer; auf letztere machen dann wieder die Spechte u. a. Jagd. Der mit Blättern und moderndem Holz bedeckte Boden hat eine eigene Fauna. Schnellfüssige Tiere treten gegen die Ebene zurück. Ohne im wechselnden Lichte des Waldes aufzufallen, dürfen Schmetterlinge und Vögel sich mit auffälligen Farben zieren.

Die Tiere der Gebirge zeichnen sich wenig durch eigene Charaktere aus. Wir hoben schon (S. 402) hervor, dass sie dem Melanismus zuneigen. In den höheren kälteren Lagen haben sie manches gemein mit den Bewohnern hoher Breiten, auch besitzen die Felsenbewohner unter ihnen häufig Klettervorrichtungen.

Die Herkunft der Tierwelt der Inseln soll uns später beschäftigen. Als Wohnraum beeinflussen die Inseln ihre Fauna auffallender wohl nur, wenn ihr Areal klein ist, abgesehen davon, dass sie durch Isolierung Artbildung und Endemismus fördern. Insulare Formen neigen häufig zu Zwergbildung, daneben können aber auch Riesenformen auftreten, wie die z. T. erst in historischer Zeit ausgestorbenen Riesenvögel südhemisphärischer Inseln: auf den Maskarenen der Dodo und der Solitär, auf Neu-Seeland der Moa und die Riesenralle Notornis. Auch der Kiwi und Eulenpapagei derselben Insel ist wie alle genannten Vögel flugunfähig. Da dies auch von zahlreichen Schmetterlingen, Fliegen und Käfern auf Inseln, die von Winden heimgesucht werden, gilt, mag es mit der insularen Lebensweise zusammenhängen. Die Flugunfähigkeit zahlreicher Käfer Madeiras erklärte *Darwin* als Züchtungsresultat, da diejenigen, die am wenigsten flogen, am wenigsten in das Meer geweht wurden und die meiste Aussicht hatten, sich fortzupflanzen. Damit konnte Verkümmerung der Flügel gezüchtet werden.

Wenn man neben Wasser- und Landtieren endlich auch von Lufttieren spricht, so soll man nicht vergessen, dass der Aufenthalt im Luftraum stets nur ein zeitlicher, niemals ein bleibender ist. Tiere, die in ihn sich erheben, sei es aus dem Wasser, sei es von der Erde, kehren wieder dahin zurück. Der Übergang ist nur für die Tiere aus dem Wasser ein prinzipieller Unterschied. Landbewohner sind ja zugleich auch der Luft ausgesetzt und Luftatmer. Längerer oder kürzerer Verbleib im Luftraum fordert also nur mechanische Hilfsmittel sich in denselben zu erheben, die wir schon früher besprachen (S. 392).

Die bisher genannten Faktoren: Temperatur, Nahrung, Licht, Wohnraum, im weitesten Sinne, stellen in ihrer Gesamtheit die Umgebung eines Tieres dar, zu der sich dann die übrige Tierwelt als belebte Umgebung gesellt Letztere soll uns später beschäftigen. Vorher sei aber nochmals daran erinnert, dass der tierische Organismus von aussen beständig feste, flüssige und gasförmige Stoffe aufnimmt, sie assimiliert und das Verbrauchte nach aussen abgibt. Dieser Stoffwechsel erscheint als ein beständig fliessender Strom von Stoffen aus der Umgebung durch den Organismus, wodurch sein Leben erhalten wird, der aber gleichzeitig den Organismus beeinflusst und zu einem Teil seiner Umgebung macht. Seine Umgebung ist ferner der Sitz aller Reize, welche Lebensfunktionen in den Zellen erwecken, sowie sinnliche Empfindungen, die ihrerseits das Tier zu Reaktionen führen, die als Erinnerungsbilder haften bleiben und zu Taten Anlass geben. Bei nervös höher organisierten werden die Erinnerungsbilder zu Vorstellungen erweckt, auch durch anderen Sinnesreiz als der war, der die ursprüngliche Empfindung hervorrief. So beeinflusst die Umgebung allseitig das Tier und macht seine Welt, von der es selbst ein Teil ist.

---

10. Kapitel.

Verbreitung und Wanderung der Tiere.

Hier ist der Ort abermals der Verbreitung der Tiere zu gedenken jedoch nur so, dass einzig die Faktoren, welche dieselbe bedingen, angedeutet

werden (vgl. *Maas* 1907). Das sind also zunächst die Faktoren, die wir als Lebensbedingungen kennen lernten, unter ihnen in erster Linie der Einfluss der Temperatur, bei dessen Besprechung ja bereits die Verbreitung der Tiere berührt wurde (S. 426). Dann ist es der Komplex von Einflüssen, die wir unter Umgebung und Klima zusammenfassen. Verstehen wir unter letzterem die Gesamtheit der meteorologischen Erscheinungen eines Gebietes, die dessen Temperatur, Feuchtigkeit, Belichtung, Bodenbeschaffenheit, Pflanzendecke und damit die Nahrung der Tiere beeinflussen, so wird das Klima eine der wichtigsten Existenzbedingungen der Tiere und sein Einfluss auf die Verbreitung der Land- und Süsswassertiere begreiflich. Das Klima kann ja einer Tierart oder ganzen Tiergruppen eine Grenze setzen, wie sich allein schon aus unserer früheren Betrachtung über die Temperatur ergab.

Bis zu einem gewissen Grade sind also die Tiere Produkte ihrer Umgebung, insofern sie abhängig sind vom Areal ihres Wohngebietes, von dessen Klima, Bodenbeschaffenheit und Pflanzenwuchs. Eine Tiergeographie lässt sich aber — wie man das früher versuchte — auf diese physiologischen Faktoren nicht aufbauen. Sie geben keine Erklärung für die faunistische Verschiedenheit benachbarter Gebiete, deren Existenzbedingungen die gleichen sind; sie geben keine Erklärung, weshalb z. B. der Tiger und Panther in Borneo fehlen, während sie das gleichgeartete Java und Sumatra bewohnen. Noch weniger geben sie eine Erklärung für die zahlreichen Fälle diskontinuierlicher Verbreitung, wie das Vorkommen vom Tapir einzig im tropischen Südamerika und im Malayischen Archipel. Ebensowenig für das Fehlen der Hirsche und Bären in Afrika; oder für die Zusammengehörigkeit der asiatischen und afrikanischen Halbaffen und ihre Verschiedenheit von denen Madagaskars, oder endlich für das heutige Vorkommen der Beuteltiere nur in Südamerika und Australien, und vieles mehr.

Da hier Verschleppung oder Einwanderung über See ausgeschlossen ist, sind diese Fälle nur dadurch zu erklären, dass die gegenwärtig getrennten Wohngebiete der genannten Tiere früher direkt oder indirekt verbunden waren, so dass ein direkter Austausch der Tiere statthaben konnte, oder aber Einwanderung derselben aus einem mit beiden gemeinsam verbundenen Verbreitungszentrum, das seitdem sich loslöste und wo besagte Tiere ausstarben. So lebten früher Tapire und Beuteltiere auch in der nördlichen Hemisphäre, starben hier aber aus, während ihre Vertreter südwärts sich erhielten.

Damit ist gegenüber der obengenannten physiologischen die historisch-topographische Betrachtungsweise der Tiergeographie in ihr Recht getreten. Sie lehrt, dass die heutige Verbreitung der Tiere das Resultat ist der geologischen Vergangenheit, da sie zunächst Folge ist der Veränderungen in der Verteilung von Land und Wasser, namentlich seit der Tertiärzeit. Seitdem wurden ja ursprüngliche Landverbindungen zerrissen, neue geschaffen und damit Brücken geschlagen für Ein- und Auswanderung und Vermischung ursprünglich getrennter Faunengebiete.

Die heutige Verbreitung ist ferner Folge der seitdem, und in Verbindung damit, eingetretenen klimatischen Änderungen, die durch Änderung der Temperatur, der Feuchtigkeit der Luft, der Pflanzendecke auch die Lebensbedingungen der Tiere änderte. Sie zwangen die einen zur Auswanderung und

führten andere zur Umbildung. Die Verbreitung der Tiere in der Gegenwart weist uns daher stets in die Vergangenheit, da sie in erster Linie die Geschichte der Länder und ihres Tierbestandes ist. Sie fällt damit ausserhalb unseres Rahmens und interessiert uns hier nur insoweit als der heutige Tierbestand abhängig ist von Einflüssen der Gegenwart, wie sie schon zur Sprache kamen. Ferner ist er abhängig von den aktiven Wanderungen der Tiere und von ihrer passiven Verschleppung.

Hinsichtlich ihrer Wanderungen haben wir uns daran zu erinnern, dass den Tieren die Tendenz innewohnt, sich zu vermehren über die Möglichkeit der Erhaltung in einer gegebenen Lokalität hinaus. Schon dies allein, gleichwie klimatische Änderungen der Heimat, sowie solche des Bodens und der Nahrung, muss zur Auswanderung führen. Ihr werden aber Schranken gesetzt, teils topographischer Art, wie Bergzüge, Flüsse oder Meeresteile, teils klimatischer Art. Hierbei verstehen wir unter Klima eine Summe meteorologischer Faktoren, welche entweder direkt einwirken auf den Organismus durch das Maass der Temperatur oder des Feuchtigkeitsgehaltes oder indirekt, insofern sie den Pflanzenwuchs und weitere Charaktere des Landes beeinflussen.

Die Paläontologie und Faunistik lehrt uns zahlreiche Beispiele von Einwanderung kennen. Um nur ein Beispiel zu nennen, hat namentlich *Scharff* (1899) dargelegt, dass die Fauna Europas arktische, sibirische und orientalische Elemente enthält, die ihr zu verschiedenen Zeiten durch entsprechende Einwanderung zugingen. Ihr Studium zeigt aber deutlich, dass auf eine bedeutende Ausbreitung der Arten im neuen Gebiete allmählich ein Rückzug derselben in die alte Heimat erfolgte mit Hinterlassung nur weniger Arten im neuen Gebiete.

Von augenblicklicherem Interesse sind für uns Wanderungen von rezenterem Datum, bezüglich derer aber nur wenig Genaues bekannt ist. So wird von der Wanderratte (Mus norvegicus) behauptet, dass sie erst seit 1727 aus Kaspischen Landen nach Europa eingewandert sei, stets mehr westwärts, mit solchem Erfolge, dass sie allmählich die einheimische Hausratte (M. rattus) verdrängte. Es ist aber gewiss mehr als fraglich, ob diese Angabe kritischer Untersuchung standhält[1]). Ausdehnung über neue Gebiete ist aber selbst bei so langsamen Tieren wie die Schnecken beobachtet worden. So haben z. B. einzelne aus Europa nach Nord-Amerika eingeführte Helix-Arten (H. nemoralis und hortensis) seitdem ihr Verbreitungsgebiet aktiv bedeutend ausgedehnt. Und unsere heimischen Nacktschnecken (Limax variegatus und Agriolimax agrestis) haben sich, nach vielen Ländern verschleppt, dort derart ausgedehnt, dass sie schädliche Mitglieder der dortigen Fauna geworden sind.

Obenan unter den Wanderungen stehen, wegen der Regelmässigkeit und Grossartigkeit der Erscheinung, die der Zugvögel, von denen die heimische Vogelfauna ungefähr 220 zählt, auf einen Gesamtbestand von etwa 295 Arten und 95 Gästen, so dass sie nur 44 Wintervögel (auch Jahresvögel genannt, da sie das Jahr hindurch bleiben) zählt. Es ist die altbekannte Erscheinung, dass gegen den Herbst die Zugvögel (auch Sommervögel geheissen) beider Hemisphären aus ihrem in kalter oder gemässigter Breite gelegenen Geburtsort nach wärmerer

---

[1]) Inzwischen ist solche Kritik durch *Dahl* (Naturw. Wochenschr. VIII. 1909. p. 701) ausgeführt.

Breite ziehen, dort Winterquartiere beziehen, um im nächsten Frühjahr zum Brüten in die Heimat zurückzukehren.

Diese Vogelzüge sind also nicht eigentlich Aus- und Einwanderung, da der Hang zur Heimat stets zu dieser zurückführt und nur die futterarme Jahreszeit in futterreicher, wärmerer Gegend verbracht wird. In letztere bringt sie der Herbstzug, der dadurch charakterisiert ist, dass er, anfänglich in Eile ausgeführt, ein gemächlicheres Tempo annimmt, sobald dem Äquator nähere Breiten erreicht sind. Talsenkungen, Flüsse und andere geeignete Rast- und Futterplätze locken dann den ziehenden Vogel zu längerem oder kürzerem Verbleib. Von diesem Herbstzug geben uns nordeuropäische Vögel, die nicht zum wenigsten *Gätke* (1900) in Helgoland auf dem Durchzug beobachtete, ein Bild. Ein Teil derselben zieht von der Brutstätte ab regelrecht südwärts, wie sich beweisen lässt aus den Aufenthaltspunkten der Reise, von denen keiner westwärts liegt von ihrem Brutgebiete. Es sei denn, dass es sich um Arten handelt, wie der Pieper Anthus Richardi, der östlich vom Baikal-See brütet und normalerweise nach Südasien wandert, von dem aber zahlreiche Individuen westwärts vom Nistplatz über Asien und Europa nach Spanien fliegen. Auffallender noch: von den im nordöstlichen Russland nebeneinander nistenden Ammern Emberiza aureola und pusilla wandert nur letztere alljährlich westwärts. Dies ist überhaupt die anfängliche Zugrichtung des zweiten Teiles nordeuropäischer Vögel, welche dieselben über Nord-Deutschland und Holland zum Westen der Iberischen Halbinsel führt. Nördlicher nistende ziehen über Skandinavien und England ebenfalls dorthin, von wo aus beide Gruppen sich jetzt erst südwärts wenden. Diese Zugstrassen sind wohl im allgemeinen nicht so eng an die Küstenlinien und an den Lauf der Ströme gebunden wie *Palmén* (1876) dies darstellte, da wohl meist in breiter Front gewandert wird, entsprechend der Breitenausdehnung der Brutplätze. Auch werden ja beim westlich gerichteten Herbstzug ebenso wie beim östlich gerichteten Frühjahrszug die in Nord-Europa und Asien hauptsächlich nordwärts fliessenden Flüsse überquert.

Beim Frühjahrszug wird grössere Eile betrachtet, was sich auch darin äussert, dass die Wanderer, die im Herbst anfänglich westlich, später erst südlich zogen, jetzt eine direktere Richtung zu ihren Nistplätzen einschlagen.

Der Herbstzug führt manche unserer Vögel (Krähen, Lerchen) nur nach Südeuropa, die Mehrzahl aber nach Ägypten oder südlicher. Es geschieht bei den einen in kurzer Zeit, andere, wie viele Insectenfresser, gebrauchen Monate dazu mit langen Ruhepausen, namentlich längs Flüssen. Ihnen gegenüber durchstreifen unsere Strichvögel, wie Hänfling, Stieglitz, Zeisig, die männlichen Buchfinken (die Weibchen ziehen südwärts) u. a. — aber nur in meilenweitem Abstand von ihrem Geburtsort — die Gegend. Nur wenige Zugvögel ziehen einzeln (Pirol, Laubvogel u. a.), die meisten in Schwärmen und mit Vorliebe bei Nacht, andere wie Finken, Lerchen, Stare, Krähen, Bussarde, Regenpfeifer, Gänse bei Tag.

Witterungsverhältnisse sind von Einfluss auf den Zug. Trockne östliche Luftströmung scheint in unserem Gebiete demselben förderlich zu sein und *Gätke* meint, dass die ziehenden Vögel dieselbe aufsuchen, bald näher der Erdoberfläche, wenn sie dort weht, bald in der Höhe, wobei die Wanderer

unserem Blicke entzogen sein können. Begreiflich ist es ja, dass sie die Reise nach Möglichkeit sich erleichtern werden. Es gilt ja ungeheure Strecken zurückzulegen. Man denke nur an den bereits genannten Pieper aus Ostasien, der bis Portugal die ganze alte Welt zu überfliegen hat. Tringa subarquata und islandica ziehen gar von ihren arktischen Brutplätzen bis Südafrika und Neu-Seeland, mehr als 20000 km weit. Von der Muskelarbeit, die bei solchem Fluge geleistet werden muss, gibt uns aber eine bessere Vorstellung die Tatsache, dass alljährlich eine Anzahl Vögel von Neu-Fundland bis Irland fliegt, auf welchem 400 geographische Meilen langem Wege es keine Ruhepunkte gibt. Allerdings hat man einzelne Male beobachtet, dass ermüdete Landvögel auf dem Meere ruhten, aber das ist gewiss grosse Ausnahme.

Gibt es nun mechanische Erleichterungen des Fluges? Es scheint wohl festzustehen, dass der Wanderzug nicht angetreten wird mit vollem Magen und Kropf. Er wird ausgeführt in einer Jahreszeit, die gewährleistet, dass seine längste Strecke in niedriger Aussentemperatur liegt. Die hohe Temperatur des Vogelkörpers (ca. 42⁰) wird der Luft zwischen den Federn und in den Luftsäcken mitgeteilt; sie werden damit dem Vogel Auftrieb geben und seinen Flug erleichtern. Diese Vorteile werden erheblicher sein, wenn der Flug in grosser Höhe geschieht, wo die Temperatur niedriger, der Widerstand und die Luftströmung geringer ist. Abgesehen von Krähen, Staren und Lerchen, die niedrig fliegen, liegt die Zugregion der übrigen, wenn sie im wirklichen Zuge sind, wohl in sehr bedeutender Höhe, wenn zurzeit auch keine Beweise dafür vorliegen, dass dies bis zu 7000 m über der Erdoberfläche sei, wie *Gätke* annimmt. Der Vogelkörper und seine Funktion widersetzt sich dem allerdings nicht, da ja bereits *Humboldt* berichtet, dass der Kondor stundenlang in Höhen von 22000 Fuss und mehr kreise.

Zu diesen Problemen gesellen sich andere. Was gibt Anlass zur Wanderung? Sie wird angetreten zu der Zeit, wenn an der Geburtsstätte noch kein Mangel an Nahrung besteht und auch die Temperatur dem Vogel noch zusagt; auch hat keiner der Wanderer je den Winter in seiner Heimat zugebracht, um böse Erfahrungen sammeln zu können; ja stärker noch, bei vielen Arten ziehen die oft erst ca. 8 Wochen alten Jungen monatelang vor den Alten. Alle ergreift, auch den im Käfig gehaltenen Vogel, der Trieb, südwärts zu ziehen Dem Individuum als solchem ist weder ein Anlass zur Reise gegeben noch das Endziel derselben bekannt. Letzteres liegt für den zum ersten Mal ziehenden Vogel in unbekannter Ferne. Und da Übertragung der auf früherer Reise gesammelten Erfahrung von Eltern auf Kinder ausgeschlossen ist, so können wir uns diesen Zug nur fassbar machen durch Annahme eines Artgedächtnisses.

Wenden wir darauf *Semons* (1908) Erklärung tierischer Handlung an, so würde es sich um ein ererbtes Engramm handeln, ähnlich wie der im Brutapparat erbrütete Vogel, der nie ein Nest bauen sah, ein solches bauen wird, wenn er Gelegenheit zur Paarung hat. Welch ursprünglichem Reiz verdankt aber das ererbte Engramm seinen Ursprung?

Nehmen wir an, dass erst im Tertiär die Klimate sich gürtelförmig sonderten und dass bis dahin, entsprechend dem universalen warmen Klima, auch eine universale Fauna herrschte. Mit der Ausbildung des kalten und gemässigten Klimas werden die hier lebenden Vögel, namentlich insofern

sie an Insecten und frische Pflanzenteile gebunden waren, zunächst Strichvögel geworden sein, die zur kalten Jahreszeit ihre sessilen Gewohnheiten auf gaben und mehr südwärts ihre Futterplätze suchten. Die Verschärfung der jahreszeitlichen Unterschiede und der damit sich verschärfende Futtermangel wurde die stets ausgesprochenere Reizwirkung zum Herbstzuge äquatorwärts; die reifenden Geschlechstsprodukte aber und die „Erinnerung" an die Heimat: der Reiz zum Frühjahrszug polwärts. Diese zweifache Reizwirkung, welche die Vorfahrenreihe wiederholt traf, wurde damit zu einer ererbten Disposition, zu einem ererbten Engramm, das den Vogel zu Handlungen veranlasst, die uns als instinktiv erscheinen, da er weder Zweck noch Ziel derselben kennt. Auch ohne den ursprünglichen Reiz (Nahrungsmangel) wird die urspüngliche Handlung ausgeführt. Andere Reize können jetzt die inhärente Disposition zu ihrer Ausführung erregen. So mag auch jetzt noch die Reifung der Geschlechtsdrüsen der Reiz sein für den Frühjahrsflug, das Ende der Mauser aber der Reiz für den Herbstflug, da sie zusammenfiel (mnemisch sich assoziierte) mit der Zeit des eintretenden Nahrungsmangels. Für die vor der Mauser der Alten südwärts ziehenden Jungen, die in dem Jahre nicht mausern werden, mag der Reiz einfach liegen im Ablauf eines gewissen Zeitabschnittes, dem eine bestimmte Entwicklungsphase entspricht.

Die Flugspiele, wie sie uns namentlich von den Staren bekannt sind, sind Vorübungen für die lange Reise.

Auf die Frage, wie der Vogel seinen Weg äquatorwärts findet, müssen wir die Antwort schuldig bleiben. „Dass die Scharen von ziehenden Vögeln allgemein ältere und stärkere Individuen als Anführer des Zuges haben" und dass nach einem anderen Autor bei den meisten Vögeln die alten erfahrenen, die also den Weg oft zurückgelegt haben, an der Spitze des Zuges fliegen und dabei den übrigen den Weg zeigen, entzieht sich zunächst jeder Beobachtung. Es ist unmöglich, die älteren und erfahreneren zu erkennen in einem über uns ziehenden Schwarm. Übrigens verschiebt derselbe sich fortwährend und ist entweder ohne Führerschaft, oder der Zug geschieht in schräger Linie oder Triangel, wie bei Kranichen, Gänsen, wobei der an der Spitze fliegende öfter aber wechselt. Die Unhaltbarkeit der Fabel von der Führerschaft wird aber zur Genüge dadurch bewiesen, dass wenigstens nach *Gätke* der Herbstzug der über Helgoland ziehenden Arten, mit einer einzigen Ausnahme, durch die ungefähr 8 Wochen alten Jungen eröffnet wird und die älteren erst 1—2 Monate später folgen. Selbst wenn die Vögel festen Zugstrassen, wie Strömen und Küstenlinien, folgten und die Vögel die Fähigkeit hätten diese selbst im Dunkel der langen Herbstnächte zu erkennen; was führt die eine Art direkt gen Süden, die andere erst von Ost nach West, alle Ströme überquerend, und was lässt sie im Frühjahr den kürzeren Weg wählen? Lokale Kenntnis des Geburtsortes oder des vorigjährigen Brutplatzes und ihrer Umgebung kann, einmal in ihre Nähe gebracht, den Vogel zu ihnen zurückführen. Was aber leitet die Zugrichtung z. B. aus dem fernen Afrika dorthin? Ortssinn, wie er uns verständlich ist, versagt hier.

Als Motiv für die Rückwanderung der Zugvögel wurde die Fortpflanzung genannt. Dieser Faktor ist Veranlassung der Wanderung vieler anderer Tiere. Die der Wanderfische aus dem Meere in die Flüsse und aus

diesen in das Meer wurde schon besprochen (S. 449). Bei vielen anderen Fischen handelt es sich nur um Ortsveränderung innerhalb des Meeres, aus hoher See z. B. nach der Küste, aus der Tiefe in untiefes Wasser, oder es werden nahrungsreiche, beschützte Meeresteile oder solche mit besonderer Bodenbeschaffenheit zum Laichgeschäft aufgesucht (Heringe, Sardellen, Sardinen u. a.).

Andere Fischwanderungen haben die Tendenz, andere Futterplätze aufzusuchen; es wechselt eben die Periode der Fortpflanzung mit solcher der erhöhten Nahrungsaufnahme ab.

Bei einzelnen Gliederwürmern (Eunice, Lysidice) tropischer Meere wandelt sich einmal im Jahre das Hinterende in einen vielgliederigen Fortpflanzungskörper um, der abbricht und alsdann die in tieferem Wasser gelegenen, von ihm bewohnten Korallenstöcke verlässt, um der Fortpflanzung wegen dem Strande zuzuschwimmen. Sie tun dies in solch ungeheueren Mengen, dass sie zur Nahrung (Palolo, Wawo) von den Küstenbewohnern aufgeschöpft werden. Diesen ist bekannt, dass diese nur über wenige Stunden sich ausdehnende Invasion nur an einem einzigen Tage eines bestimmten Monates statthat, der von bestimmter Mondphase abhängt. In dem einen Gebiete geschieht es in der 2. Nacht nach Vollmond, anderwärts am Tage des letzten Mondviertels. Dunkel ist, welchen Einfluss der Mond direkt oder indirekt, z. B. durch die Gezeiten, hierauf ausübt. Man hat bereits an die Theorie von *Arrhenius* gedacht, wonach der Mond nicht nur durch Licht und Gravitation auf die Erde wirkt, sondern auch Einfluss auf den Gang der Luftelektrizität ausübe, die wieder von Einfluss sein soll auf biologische Vorgänge.

Für andere Tierwanderungen liegen die Verhältnisse einfacher. Den Anstoss zu denselben gibt wohl meist durch Witterungsverhältnisse hervorgerufener Nahrungsmangel oder solcher Nahrungsmangel, der entstand durch Auftreten einer grösseren Zahl von Individuen einer Art als der Boden ernähren kann.

Es gibt Arten, bei denen dies periodisch sich wiederholend eintritt, so beim Maikäfer, der eine je nach Landstrichen 3—4 jährige Generation hat, so dass gleichzeitig 3—4 getrennte Stämme bestehen, von denen aber stets einer der an Individuen reichste ist und damit Anlass zu sog. Maikäferjahren gibt. Da diese, je nachdem 3—4 Jahre auseinander liegen, können äussere Einflüsse nicht massgebend sein. Man meint nun, dass die grossen Maikäferlarven die kleinen fressen und wenn dies durch einen Stamm mit zahlreichen Individuen geschieht, wird er die nächsten Generationen dezimieren und seine direkten Nachkommen werden wieder die zahlreichsten sein.

Solche Regelmässigkeit besteht nicht für das zeitweise massenhafte Auftreten anderer Insekten. So gibt es Jahre, in denen die Larven der Mücke Sciara militaris in solcher Masse auftreten, dass sie beim Suchen nach Nahrung (verwesende Blätter) in grosser Masse sich vereinigen und die als Heerwurm bekannten Züge bilden. Berühmt wegen ihrer Anordnung im Zuge sind, ferner die Raupen des Prozessionsspinners, die, etwas älter geworden, allabendlich aus dem gemeinsamen Nest auf einer Eiche in Prozession nach benachbarter neuer Futterstelle ziehen. Hierbei folgen auf zwei hintereinander marschierende Führer geschlossene Reihen, die allmählich von 2 bis auf 7 Individuen ansteigen und die nach hinten sich wieder verschmälern. Die Raupen des Kiefern-Prozessionsspinners ziehen dagegen im Gänsemarsch.

Verschiedene, meist schwer definierbare Faktoren müssen eben zusammenwirken, um solch ungeheure Individuenzahlen zu liefern, dass sie sich zu Massenherden zusammenscharen und Futtermangel sie zum Wandern zwingt. Allbekannt ist die Erscheinung ja von der Wanderheuschrecke aus östlich Europa, die der Nahrung wegen weit westwärts wandert. Auch Schmetterlingszüge sind bekannt. Berüchtigt sind die des Nonnenschmetterlings (Ocneria monacha), der bei Überproduktion, ganze Wolken bildend, neue Gebiete aufsucht. Seine zahllosen Eier bedecken bald die Kiefern, die von den Raupen kahl gefressen, über tausende Morgen weit zu grunde gehen können. Wiederholt wurden Züge des Nachtschmetterlings Plusia gamma beobachtet, die zu Millionen über Helgoland nach England flogen u. a. B. m.

Zu den Wanderzügen aus Futtermangel gehören die der Wandertaube, die im Herbst und Frühling quer über Nord-Amerika zieht. Bekannt sind ferner die grossen Wanderungen der Lemminge in nördlichen Gegenden und die der unzählbaren Scharen der Feldmäuse (Arvicola arvalis) in Mäusejahren. Infektiöse Krankheiten und Feinde dezimieren dieselben aber bald, ebenso wie die Flüge der Maikäfer. Auch die Schwärme des Nonnenschmetterlings halten nur 3 Jahre lang stand gegenüber Raupen- und Puppenfressern unter Vögeln, Schlupfwespen, Fliegen, Käfern und andern Feinden, die sich den Schmetterlingen entsprechend gleichfalls vermehren.

Bei allen genannten Wanderungen wurde der Nachdruck auf das Aktive derselben gelegt. Oft hält es schwer, sie scharf zu scheiden von der passiven Verbreitung einer Art durch Verschleppung nach einem neuen Gebiete, wo sie, festen Fuss fassend, sich weiter verbreiten kann. Sehen wir ab von der Verschleppung durch den Menschen und seine Hilfsmittel, so bleiben noch genug andere Agentien und Transportmittel übrig.

Die eingreifendste Trennung benachbarter Länder geschieht durch Meeresteile. Sie liefern, auch wenn die Ufer nur um Gesichtsweite voneinander entfernt sind, für nicht fliegende Landtiere eine Barriere, da nur sehr wenige sie überschwimmen können. Für die meisten ist sie unüberschreitbar ohne besondere Transportmittel. Diese könnte Treibholz liefern für Tiere, die auf oder unter der Rinde leben (Mollusken, Insecten, selbst Reptilien u. a). Ausgiebiger tun dies die hier und da beobachteten, von den Ufern namentlich tropischer Flüsse losgerissenen Stücke Land, die zuweilen mit aufrecht stehenden Bäumen in See treiben mitsamt ihrem Tierbestand und darauf anderwärts stranden. Dann wieder sind es von der Küste losgerissene Algen, die, Küstentiere mitführend, an entfernter Küste angespült werden.

Voraussetzung ist, dass Seeströmung oder Wind den Transport in geeigneter Weise besorgen, dass Lebensweise und Bau der Tiere die Reise über See, die Benetzung mit Seewasser bzw. die Untertauchung unter dasselbe gestatten, dass die Reise nicht zu lange dauere und Land erreicht wird, das die nötigen Lebensbedingungen zur Ansiedelung bietet. So weist z. B. *Scharff* (1903) darauf, wie experimentell nachgewiesen ist, dass Cyclostoma elegans Untertauchung unter Seewasser während 14 Tagen ertrug, da diese Schnecke einen Deckel besitzt. Sie ist gemein an der Westküste Frankreichs und Englands; wiederholt wurden ihre toten Gehäuse auf Irlands Küste geworfen, vermutlich wiederholt auch lebende Tiere, trotzdem setzte sie sich niemals auf Irland fest.

Bis es zu so etwas kommt, muss soviel Bedingungen Genüge geleistet werden, dass Verflössung von Tieren wohl nur eine untergeordnete Bedeutung hat. Man hat ihr gerade für die Besiedelung der zahlreichen, einander benachbarten Inseln des Indischen Archipels mit ihren faunistischen Unterschieden eine grosse Bedeutung zuerkennen wollen. Nun zeigt sich aber, dass z. B. Borneo und Celebes einzig solche Arten gemein haben, die auch auf Java, Sumatra und den Philippinen vorkommen. Von den zahlreichen Borneo eigenen Arten findet sich keine einzige in Celebes. Beide Inseln sind etwa seit dem Miocän durch die Makassarstrasse getrennt. Wie kommt es, dass kein einziges Tier eine

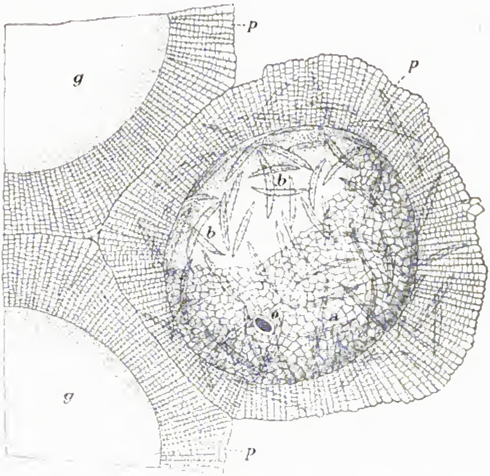


Fig. 21.

Randteil einer rasenförmigen Vereinigung von Gemmulae (g) des Süsswasserschwammes Spongilla decipiens. Von diesen ist eine, von oben gesehen, vollständig dargestellt, umgeben und auch überzogen von dem pflanzenzellenähnlichen, lufthaltigen Gewebe p (Luftkammerschicht), wodurch die Nadeln a durchscheinen. Die Nadeln b sind von dieser Schicht entblösst. O Gemmula-Öffnung.

Fahrgelegenheit von Borneo nach Celebes fand, da doch der gewaltige Kuteifluss nur zu viel Baumstämme aus dem Innern Borneos der Makassarstrasse zuflösst!

Auch Flüsse bilden vielfach eine Grenze der Verbreitung. Andererseits aber ist ihr strömendes Wasser bei jeder Überschwemmung ein Transportmittel, das namentlich Mollusken und Insecten, hier und da aber auch andere Tiere stromabwärts führt. Solche Fahrstrasse wird zoogeographisch bedeutungsvoll, wenn sie, wie z. B. der Nil, Gebiete verschiedenen zoogeographischen Charakters

durchströmt und trotzdem eine identische Fauna enthält. Umgekehrt können anderwärts Wasserfälle und Stromschnellen Hindernisse werden für aufsteigende Tiere und damit Verschiedenheit im Unter- und Oberlauf eines Flusses hervorrufen.

Ein weit ausgiebigerer Faktor ist der Wind, um so mehr als viele Organismen ungestraft als Transportmittel sich desselben bedienen, andere geradezu darauf eingerichtet sind. Auf S. 378 wurden bereits Dauerknospen von Bryozoen und Süsswasserschwämmen genannt mit lufthaltiger Schwimmeinrichtung (Fig. 21). Ans Ufer geworfen, wird starker Wind sie erfassen und ebensogut wie Blätter und Früchte, an denen Keime, kleinere Schnecken und Insecten u. dergl. haften, weit wegführen können. Gut konstatierte, wenn auch seltene Fälle, in denen ein Wirbelwind kleine Fische, Frösche, Schnecken usw. aufsog, um sie anderwärts fallen zu lassen, zeigen die Bedeutung für den Transport selbst grösserer Organismen. Ein Gewitterregen liess 1892 in Paderborn selbst Hunderte von der schweren Wassermuschel Anodonta fallen, die er offenbar durch eine Wasserhose einem weitentfernten Teiche entnommen hatte.

Auch wandernde Tiere können als Transportmittel für andere dienen, die an ihnen sich anhängen. Namentlich für Süsswassermuscheln hat *Kew* zahlreiche Fälle zusammengetragen, wo Sphaerium sich an die Beine gut fliegender Wasserinsecten (Dytiscus, Nepa) festgeklemmt hatte, andere an Wasservögel und somit zu anderen Gewässern transportiert werden konnten (Fig. 22). Berühmt geworden ist die wandernde Ente, mit frischem Laich einer Süsswasserschnecke am Fuss, die *Tristram* in der Sahara erlegte, mindestens 100 englische Meilen vom nächsten Süsswasser entfernt.

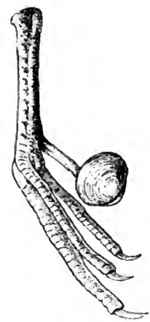


Fig. 22.
Die Süsswassermuschel Sphaerium corneum, festgeklemmt am Fuss einer Bekassine. (Nach *J. E. Harting*.)

Die Bedeutung der hier kurz angedeuteten Transportmittel springt in die Augen, wenn es sich um Besiedelung ozeanischer Inseln handelt, solcher also, die niemals eine landfeste Verbindung mit anderen Landmassen hatten. Eingehende Untersuchung der Christmas-Insel z. B. (*Andrews* 1900) lehrte, dass sie ihre Fauna der Einfuhr durch Seeströmungen, namentlich aber durch Winde verdankt. Der herrschende Wind ist der Südost-Monsun, der ca. 300 Tage weht. Er führte aber offenbar kaum Nennenswertes an, da das nächste Land, von dem er herweht, das 900 Meilen entfernte Australien ist und australische Einwanderer fast ganz fehlen. Während der Regenzeit erreicht aber zuweilen ein nördlicher Sturm vom nächsten Lande, dem 190 Meilen entfernten Java wehend, die Insel und führt ihr notorisch jedesmal Tiere zu. Nur wenige fassten Fuss und lieferten im Laufe der Zeit eine Fauna, deren gemeinsame Züge mit dem entfernten Mutterlande nur dadurch verwischt sind, dass andere Lebensbedingungen und Isolation zu Änderung einzelner und damit zur Bildung endemischer Arten führten. Unrichtig wäre es aber, durch solche Hilfsmittel jede Insel bevölkert werden zu lassen. So hat *Scharff* (1903) für die Azoren und Madeira deutlich gemacht, dass das Vorkommen mancher ihrer

Bewohner nicht durch solche Transportmittel erklärt werden kann, sondern nur durch Zusammenhang bis zum Miocän mit Portugal. Wie schwer es hält, festen Fuss zu fassen, lehrt z. B. das Steppenhuhn, das aus den tartarischen Steppen wiederholt im Frühjahr westwärts bis England vordrang, namentlich 1863 z. B. in solchen Massen, dass es vielerorts brütete, dann aber im Herbste mit den Jungen fortzog, um nicht wiederzukehren (vergl. S. 463).

---

11. Kapitel.

Fortpflanzung.

Das Leben des Individuums, das wir in seinen verschiedenen Äusserungen bis zu seinem Tode verfolgten, setzt sich in seinen Nachkommen fort. Man hat daher die Fortpflanzung ein Wachstum über die Grenze des Individuums hinaus genannt. Jedenfalls liefert sie allein die Möglichkeit, dass das Individuum Glied einer Kette wird, mit der die Art aus der Vergangenheit in die Zukunft reicht: als einzig Bleibendes gegenüber der Vergänglichkeit der Individuen.

Die Fortpflanzung geschieht auf zwei prinzipiell verschiedenen Weisen elterlicher Zeugung. Die eine, die geschlechtliche, heisst auch die cytogene, da sie an Geschlechtszellen gebunden ist, d. h. an bestimmte Zellen, die bereits im sich furchenden Ei von den Körperzellen sich sondern (*Nussbaum* 1880), um im weiblichen Körper zu Eiern, im männlichen zu Spermien sich umzubilden. Regel ist, dass aus ihrer Vereinigung, also aus dem befruchteten Ei, ein neues Individuum hervorgehe. Gegenüber dieser bisexuellen Fortpflanzung kann aber die geschlechtliche Fortpflanzung auch eine unisexuelle sein, wenn ein neues Wesen aus einem unbefruchteten Ei entsteht, wie bei Parthenogenesis und Pädogenesis.

Daneben gibt es eine ungeschlechtliche (asexuelle) Fortpflanzung; zunächst einfach durch Teilung, es sei der einfachen Protozoenzelle, es sei des mehrzelligen Metazoenkörpers. So bei einzelnen Hydroidpolypen; bei skeletbildenden Korallen in die Quere oder Länge; bei der Strobilation, die zur Bildung der Scyphomedusen führt. Sie fehlt selbst den Seesternen nicht, wobei jedes Teilstück zu einem normalen Tiere sich ergänzt. Solche Schizogonie ist nicht selten bei Borstenwürmern, die selbst in zahlreiche Teilstücke zerfallen können, von denen jedes zu einem vollständigen Wurm auswächst. Die Erinnerung an solche Fähigkeit lebt fort als Regeneration (S. 336). Sind die Teilstücke ungleich gross, so sprechen wir bei Einzelligen von Sporenbildung. Unter Sprossung, auch wohl Gemmulation oder Knospenbildung, versteht man insonderheit die Erscheinung, dass vom Körper der Mehrzelligen ein aus verschieden zahlreichen Zellen bestehendes Stück sich ablöst, um ein neues Wesen zu bilden. Da diese Zellen von anderen Körperzellen sich nicht unterscheiden, nennt man die ungeschlechtliche oder vegetative Zeugung auch somatogene.

Dass ihrer Ausübung Grenzen gesetzt sind schon bei einfachsten tierischen Lebewesen, und die Erhaltung der Art jeweilige Einschaltung von geschlechtlicher Fortpflanzung, wenn auch in maskiertem Gewande, fordert, sahen wir schon früher (S. 353). Hat diese Einschaltung regelmässig statt, so dass geschlechtlich und ungeschlechtlich erzeugte Generationen abwechseln, wie die zu einem Formenkreis gehörigen Polypen und Medusen, so spricht man von Metagenesis als eine der Formen des Generationswechsels.

Bei der anderen Form: der Heterogonie, wechselt eine unisexuelle, parthenogenetisch entstandene Generation mit einer anderen ab, die aus befruchteten Eiern hervorging, wie im häufig genannten Beispiel der Daphniden, wo die parthenogenetisch entstandenen Sommereier nur Weibchen erzeugen, im Herbst aber beide Geschlechtstiere auftreten, die durch Begattung befruchtete Wintereier liefern.

Sowohl Teilung mit nur unvollständiger Trennung, als auch Knospung, bei der die Knospen sich nicht ablösen, führen zur Bildung von Tierstöcken (Cormen) oder Kolonien. Eine solche Kolonie besteht aus wenigen Individuen oder sie zählen nach Tausenden, die bei der einen Art baumförmig, bei der anderen rasenförmig oder anders angeordnet sind und in engerer oder loserer Verbindung stehen. Sie sind entweder gleich in Bau und Verrichtung oder es tritt Arbeitsteilung ein und damit Verschiedenheit des Baues. Im einfachsten Falle beschränkt sich dieser Polymorphismus einer Kolonie darauf, dass, wie bei vielen Hydroidpolypen, die eine Art der Individuen (Nährpolypen) mit Aufnahme und Verdauung der Nahrung betraut ist, deren Nährstoffe durch ein Kanalsystem den Geschlechtspolypen zugeführt werden. Diese verloren die Mundöffnung und die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme, bildeten aber die Zeugungsfähigkeit aus, die den anderen abgeht. Wieder andere differenzieren sich zu Streitpolypen, die für die Verteidigung der Kolonie sorgen durch Beweglichkeit und durch die Fähigkeit Nesselfäden auszuwerfen. Bei der Hydractinia echinata unserer Küsten, die leere Schneckenhäuser rasenförmig überzieht und mit diesen durch den Wellenschlag hin- und hergerollt wird, tritt gar eine 4. Polypenform auf, die zur passiven Verteidigung dient, indem sie zu hornüberzogenen Stacheln atrophiert sind, die durch ihre Starrheit die Stösse, welche die Kolonie beim Rollen erfährt, auffangen.

Fasst man, wie es vielfach geschieht, die Siphonophoren als Tierstöcke auf und somit die zahlreichen Komponenten einer solchen Kolonie als Individuen, so ist deren Polymorphismus ein viel weitgehenderer. Die Atrophie und die Differenzierung zu besonderer Funktion ist in diesem Falle bei manchen Individuen so weit gegangen, dass sie zu sehr einfachen Organen herabgesunken sind.

Vielen erscheint auch die Bandwurmkette als lineäre Kolonie, wobei die Proglottiden die Geschlechtsindividuen darstellen, die allerdings bei einzelnen Arten, auch losgelöst, nicht nur eine Zeitlang fortleben, sondern auch wachsen und die Geschlechtsprodukte zur Reife bringen könnnen. Trotzdem halten auch wir mit *Spengel* (1905) den Bandwurm für ein Einzeltier, mit lebenslangem starkem Längenwachstum und mit Gliederung zur Erhöhung der Beweglichkeit sowie zur Förderung der Verbreitung der Geschlechtsprodukte (s. u.). Stockbildung fehlt den „höheren" Tierstämmen der Echinodermen, Mollusken, Arthropoden

und Vertebraten durchaus, ist aber ausser den obengenannten bei Bryozoen, Tunicaten und manchen Borstenwürmern verbreitet.

Ausser der Bildung von Sporen und Knospen interessieren uns ferner die Einrichtungen, die dieselben dauerfähig machen gegen Austrocknen und Temperatureinflüsse durch ihre Einkapselung (Encystierung) in mehr oder weniger kompliziert gebauter Umhüllung, wie sie uns z. B. von den Gemmulae der Süsswasserschwämme und den Statoblasten der Moostierchen bekannt sind. Sie werden hierdurch auch transportfähig (S. 465).

Von vielseitigerem Interesse ist die geschlechtliche Zeugung (*Hensen* 1881). Was zunächst die Geschlechtszellen anlangt, so ist deren Produktion, mit anderen Worten die Fruchtbarkeit der Tiere verschieden gross. Bei der Vielseitigkeit dieses Begriffes empfiehlt es sich, mit *K. Möbius* (1877) zunächst die Keimfruchtbarkeit zu unterscheiden Da es nun fast ausgeschlossen ist, die Anzahl Spermien zu zählen — sie werden im allgemeinen verschwenderisch produziert und verausgabt, sollen sie Befruchtung erzielen —, so beziehen sich Angaben über Keimfruchtbarkeit fast ausschliesslich auf die Zahl der Eier. Zahlenmässige Bestimmung derselben gibt aber nur ein ungenügendes Bild von der Fruchtbarkeit, so lange sie nicht Rücksicht nimmt auf das Gewicht der Mutter. Aber auch dann ist die Einsicht in deren Produktivität eine ungenügende, da die Eier sehr differieren nach Grösse, Zusammensetzung und Umhüllung, was wieder den Wert ihrer Gewichtsbestimmung herabdrückt. Das erschwert auch vergleichende Bestimmung der Produktivität bei Männchen und Weibchen. Vergleichung z. B. der gelieferten Spermienmasse mit der Eimasse, wird bei vielen Tieren gleichgrosse Volumina ergeben. Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln überwiegt aber weit die Masse der Eier, eben wegen des Umfanges derselben; bei Säugern aber mit ihren kleinen Eiern die Spermienmasse.

Ausführliche Tabellen über die numerische Produktion verschiedener Tiergruppen gab *Leuckart* (1853). Man hat nach Faktoren gesucht, welche dieselbe beeinflussen. Vergleichung der Wirbeltiere untereinander lehrt z. B., dass der Reichtum an Keimen bei den homoiothermen Vögeln und Säugern weit geringer ist als bei den poikilothermen Fischen, Amphibien und Reptilien, denen sich ferner in Hauptsache auch die Wirbellosen anschliessen. Man könnte daran denken, dass die Wärmeproduktion bereits viel von den Betriebskosten des Warmblüters fordert. Einen ähnlichen Einfluss wollte *Bergmann* (1855) erkennen in der Grösse des Tieres, mit deren Zunahme die Produktion von Geschlechtsstoffen abnehme; das grössere Tier benötige ja für seine individuelle Erhaltung und Bewegung mehr Material als das kleinere und könne damit für die Zeugung minder aufwenden. Gleichwohl spielen hierbei auch andere Faktoren eine Rolle, z. B. die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme, die Leichtigkeit des Nahrungserwerbes u. a. m. und beeinflussen die allgemeine Gültigkeit obiger Annahme. So legt der Strauss, trotzdem er der grösste lebende Vogel ist, jährlich bis 20 Eier, also ungefähr so viel wie Rebhuhn, Wachtel und verschiedene kleine Singvögel. Unter Fischen legt z. B. der Stichling nur 200 Eier, während sie beim Kabliau und Hausen nach Millionen zählen. Bei Säugern gehören allerdings die fruchtbarsten den kleinen Insectivora und Nagern an: Centetes soll bis 21 Junge in einem Wurfe haben, die Spitzmaus hat

mehrere Würfe von 5—10 Jungen, die Maus fünfmal 5—8 Junge. Den Einfluss der Domestikation und damit wohl den Nahrungseinfluss erkennen wir am Hausschwein mit 12 Jungen und darüber, gegenüber dem Wildschwein mit nur 4—6 Frischlingen; am Haushuhn, das bis 150, an der Hausente, die über 50 Eier ohne nennenswerte Unterbrechung legen kann.

Wenn wir weiter erfahren, dass eine Wanderratte in ihrem Leben bis 500 Junge werfen kann und ein Pärchen derselben nach 10 Jahren 48 Trillionen Nachkommen erzeugt haben könnte (*Hensen*), oder dass eine Termitenkönigin aus der Bellicosus-Gruppe, die pro Tag etwa 30000 Eier legt, in ihrer Lebensdauer von etwa 10 Jahren 100 Millionen Eier produziert; wenn wir daneben überlegen, dass Land und Wasser als Wohnstätte nur eine bestimmte Zahl Tiere ernähren kann, so wird Überflutung der Erde mit solchen fruchtbaren Arten nur verhindert werden durch entsprechende Vernichtung der Nachkommen. Diese Vernichtung, die Vernichtungsziffer, ist verschieden gross. Übermässig gross ist sie bei den Eingeweidewürmern, entsprechend den Schwierigkeiten ihres Entwickelungsganges, der auf den Glücksfall der Übertragung von Wirt zu Wirt angewiesen ist. Nur einzelnen Individuen einer Art wird er beschert, die Mehrzahl geht darüber zugrunde; ungeheure Fruchtbarkeit muss dies kompensieren. Der Spulwurm erreicht es durch Produktion von etwa 60 Millionen Eier; der Bandwurm (Taenia solium) durch etwa 210 Millionen, deren Chancen, in den geeigneten Wirt zu gelangen, dadurch steigen, dass sie schubweise geliefert werden, entsprechend der zeitlich verschiedenen Reife und Loslösung der Bandwurmglieder. Andere (Distomiden) erzielen dies durch Einschieben von vegetativ sich fortpflanzenden Entwickelungsstadien. Hierdurch würde Taenia coenorus, der Quesenbandwurm, es gar auf 800 Millionen Nachkommen bringen können (*v. Graff* 1907). Gross ist auch die Vernichtungsziffer für die Wassertiere, die ihre Eier einfach ausstossen, um im Wasser befruchtet zu werden; ferner für planktonische Larven. Ihrer Vernichtung begegnet die hohe Zahl der Eier, die *Leuckart* z. B. für den Seeigel Echinus esculentus auf wenigstens 2 mal jährlich 500000 angibt und für die Auster auf 1 Million.

Nach diesem Prinzip wird also das Überleben von Nachkommen den Fährlichkeiten gegenüber versichert durch zahlreiche Eier, die dann aber klein sind. Ein anderes Prinzip erreicht dies Ergebnis dadurch, dass die Jungen in grösserer Vollendung aus dem Ei schlüpfen. Dazu ist längerer Verbleib in demselben nötig, was ermöglicht wird durch grössere Anhäufung von Nährmaterial von seiten der Mutter her. Solch dotterreiche, daher grosse, dann aber auch wenig zahlreiche Eier lernten wir als Äquivalent für unterdrückte freie Larvenstadien (S. 447, 453) bei Süsswasser- und Landformen kennen, deren Verwandte dem Meere angehören. Ähnlich treten unter Borstenwürmern mit im übrigen zahlreichen kleinen Eiern und mit Larvenentwicklung unerwartet Arten wie Lycastis quadraticeps auf mit wenigen, aber riesigen Eiern (*H. Johnson*), die eine abgekürzte Entwickelung haben und damit einer verhältnismässig grossen Zahl von Jungen Erlangung der Reife garantieren.

Bekanntlich entschlüpfen unter den Vögeln die Nestflüchter dem Ei in so vollendetem Zustande, dass sie das Nest sofort oder alsbald verlassen können. Die ausgeschlüpfte Brut der Nesthocker aber ist erst so wenig

entwickelt, dass sie noch lange der Sorge der Eltern im Nest bedarf. Die grössere Vollendung verdanken die Nestflüchter eben dem an Nahrungsdotter reichen und dementsprechend voluminösen Ei. Die Grösse des Eies entspricht also dem Bedürfnis des Embryos. Sie ist nicht abhängig von der Grösse der Mutter, wie z. B. der Nestflüchter Apteryx zeigt, dessen Ei ein Viertel des Körpergewichtes dieses Vogels erreicht, während das Ei des Kuckucks nicht grösser ist als das einer Lerche. Auch lehrt die Verschiedenheit des Dotterreichtums der Wirbeltiereier, dass er nicht der systematischen Stellung derselben entspricht.

Die Reifung der Geschlechtszellen bedingt die Geschlechtsreife, die Pubertät, die aber wohl zu unterscheiden ist von dem Erwachsensein (S. 340), da erstere weit früher eintreten kann. Wohl aber setzt sie Ausbildung der Geschlechtsorgane voraus. Aber selbst dies ist nicht stets der Fall wie bei den Mücken Miastor und Oligarces, in deren Larven aus unbefruchteten Eiern, also parthogenetisch, junge Larven entstehen, die das Innere der Mutter aufzehren, nach deren Tode austreten und denselben Prozess am eigenen Leibe wiederholen, bis schliesslich eine Generation sich verpuppt und geschlechtsreife Mücken liefert. Aus den Eiern derselben entstehen dann abermals Larven, welche die oben beschriebene Pädogenese wiederholen, mit welchem Namen *v. Baer* diese unisexuelle Fortpflanzung im kindlichen Stadium bezeichnet hat. Dass auch bei Tieren mit bisexueller Fortpflanzung und Metamorphose, Fortpflanzung im Larvenstadium auftreten kann, wurde früher bereits (S. 341) als totale Neotenie von Salamandrinen und anderen beschrieben. Sonst ist Regel, dass die Geschlechtsreife bei Tieren mit Metamorphose erst nach Vollendung dieser auftritt; bei Insecten daher gegen Ende ihres Lebens, das gewöhnlich mit einmaliger Fortpflanzung endet. Nicht wenige üben dieselbe aber wiederholt aus (S. 251), was auch für höhere Krebse gilt.

Bei mehrfach sich fortpflanzenden Tieren nimmt die Fruchtbarkeit zu mit vollständigerer Ausbildung des Körpers, erreicht in dieser ihren Höhepunkt und nimmt dann wohl allmählich ab bis zum Erlöschen, worüber aber kaum etwas Sicheres bekannt ist. Ganz im allgemeinen wird der Körper wohl um so eher zur Fortpflanzung schreiten, je weniger er zu verausgaben hat für das eigene Wachstum und für den eigenen Betrieb. Daher sind z. B. unter Säugern die kleinen am frühesten fortpflanzungsfähig; Nagetiere, selbst vom Kaliber eines Hasen, bereits im 1. Lebensjahre, das Kaninchen gar im 6. Monat, der Fuchs im 2. Lebensjahre, der Wolf, Bär, Löwe im 3., Hirsch, Rentier im 3.—4., das Nashorn im 20., der Elefant im 30. Reichlichkeit der Nahrung und Leichtigkeit ihres Erwerbs lässt bei Haustieren die Geschlechtsreife früh eintreten.

Bei geschlechtlich getrennten Tieren treten, in Korrelation mit der Reifung der Geschlechtsdrüsen, die primären Geschlechtscharaktere zutage oder accentuieren sich wenigstens, und zwar als Verschiedenheit in den Geschlechtsdrüsen und ihren Accessoria, in den Begattungsorganen und anderen Organen, die zwar physiologisch dem Genitalapparat sich unterordnen, demselben aber ursprünglich fremd sind. Als Beispiele solcher Organe nennen wir die Legeröhre des Bitterlings und anderer Fische; die Copulationsorgane viviparer Fische; die aus den Bauchflossen sich entfaltenden Begattungsorgane der Rochen

und Haie. Ferner bei Männchen verschiedener Tiere auftretende Klammerorgane zum Festhalten der Weibchen bei der Begattung oder Einrichtungen zur Erleichterung der Befruchtung. Oft werden die Tiere erst hierdurch zeugungsfähig oder es sind Organe zum Nutzen der Nachkommen (Brutpflege). Stets treten sie nur in einem Geschlecht auf; auf das andere werden sie höchstens in verkümmerter Form vererbt, wie die Milchdrüsen.

Ohne scharfe Grenzen gehen solche Organe über in die Geschlechtscharaktere, die man sekundäre nennt, da sie höchstens indirekt mit der Reproduktion etwas zu tun haben, z. B. mithelfen beim Aufsuchen des anderen Geschlechts, dessen geschlechtliche Erregung fördern, dessen Erwerb und Besitz erleichtern, oder es sind Charaktere, wie die verschiedene Grösse der Geschlechter (S. 369), die vorläufig nur in Zusammenhang zu bringen sind mit Verschiedenheit in der Konstitution des männlichen und weiblichen Organismus, die ihrerseits wieder unter dem Einfluss der bezüglichen Geschlechtsorgane steht (s. S. 403).

Es ist überhaupt die am meisten vertretene Anschauung, dass alle Geschlechtscharaktere unter dem formativen Einfluss der reifenden oder reifen Geschlechtsorgane stehen. Dafür spricht ihr Auftreten oder wenigstens ihre volle Ausbildung erst mit dem Reifen der Geschlechtsorgane, ihr Ausbleiben oder nur verkümmertes Auftreten bei Kastration[1]) oder accidentellem Hermaphroditismus, ihr Fehlen bei regelmässigem Hermaphroditismus; endlich die Erscheinung der Arrhenoidie und Thelyidie.

Mit dem Namen Arrhenoidie bezeichnet *A. Brandt* (1889) die namentlich vom Huhn auch als Androgynie bekannte Erscheinung, dass es mit zunehmendem Alter unter Aufhören des Eierlegens, das Federkleid, den Kamm, die Sporne, häufig auch die Stimme des Hahnes annehmen und damit „hahnenfedrig“ werden kann. Auch andere Vogelweibchen können mit seniler Atrophie oder mit Anomalie des Eierstocks oder der Geschlechtswege das Äussere des Männchens annehmen, wodurch man den Eindruck erhält, dass der funktionierende Geschlechtsapparat das Auftreten der Geschlechtscharaktere des entgegengesetzten Geschlechts verhindert. Demgemäss können auch durch Senilität oder durch Erkrankung der Geschlechtsorgane steril gewordene weibliche Hirsche und Rehe ein Geweih aufsetzen, das aber gewöhnlich nicht „gefegt“ wird. Solche „gehörnte Ricken“ sind wohl zu unterscheiden von solchen, die entweder Hermaphroditen sind oder insofern Pseudohermaphroditen als neben dem männlichen Geschlechtsapparat vom weiblichen nur der Uterus gut ausgebildet ist. Thelyidie ist die seltenere Erscheinung, wobei dem, wenn auch anomalen Geschlechtsapparat entprechend, ein Männchen vorliegt, das aber bezüglich seines Äusseren auf weiblichem oder infantilem Stadium stehen geblieben ist.

Die Frage nach der Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale sowie der Geschlechtsunterschiede überhaupt, von denen erstere ja nur die auffälligste Äusserung sind, wurde oben dahin beantwortet, dass dieselbe von den Geschlechtsdrüsen abhängig sei. In welcher Weise, ob durch Nerveneinfluss oder durch „innere Secretion“ von spezifischen Stoffen, die aus der Keimdrüse durch deren Lymphe in den Blutstrom gelangen, lässt sich mit *Nussbaum* (1906) wohl am besten dahin beantworten, dass genannte spezifische Stoffe als

---

[1]) Vergleiche hiezu S. 47; über parasitäre Kastration s. u. S. 494.

spezifisches Gift nur auf gewisse nervöse Zentren wirken, bestimmte Ganglienzellen reizen, die alsdann vermittelst centrifugaler Nerven Form- und Stoffwechseländerungen in den von ihnen innervierten Organen anregen (S. 82). Doch muss gleich hinzugefügt werden, dass diese Auffassung zurzeit nur für Wirbeltiere Gültigkeit haben kann. Aus den glänzenden, von *J. Th. Oudemans* eingeleiteten Experimenten *Meisenheimers* (1909) an Schmetterlingen mit ausgesprochenem Geschlechtsdimorphismus erhellt, dass die sekundären Geschlechtsmerkmale bei ihnen ganz unabhängig sind von der Keimdrüse. Ihre Ausbildung erfolgt sowohl bei kastrierten Tieren als auch bei solchen, in denen statt der eigenen Geschlechtsdrüse die transplantierte des anderen Geschlechtes zur vollen Reife gelangte.

Dass die sekundäre sexuelle Dimorphie ganz vorwiegend beim Männchen sich äussert, hat man ferner als Ausfluss der Konstitution angesehen, die bei Männchen eine kräftigere, für Ausbildung von Zutaten fähigere sei, eben wegen seines regeren Stoffwechsels, wegen seiner meist grösseren Sparsamkeit in der Produktion von Geschlechtsstoffen u. dgl. m. Hiermit erklären sich aber z. B. noch nicht der nur durch Züchtung verständliche Schwanz des Pfauenhahns sowie andere Schmuckfedern und Zierate bei Vögeln oder das Geweih der männlichen Hirsche, das einzig auch das weibliche Rentier besitzt oder die auffällige Färbung vieler Insectenmännchen oder die excessive Verlängerung der Vorderbeine bei männlichen Krabben u. dgl. m., das den Tieren selbst hinderlich sein kann oder sie wehrloser und auffälliger macht. *Darwin* erklärte es durch geschlechtliche Zuchtwahl, insofern als das Weibchen unter seinen Bewerbern den besten Sänger, den auffälligsten, geschmücktesten, kräftigsten, wehrhaftesten, den mit anregendstem Geruche ausgestatteten auswähle. Dieser habe damit die meiste Aussicht, sich fortzupflanzen und seine hervorragenden Eigenschaften zu vererben. Auf *Plate* (1908) sei verwiesen für andere Versuche zur Erklärung der sekundären Geschlechtscharaktere. Ihnen selbst werden wir weiterhin noch begegnen. Nur sei gleich hervorgehoben, dass man sich das obengenannte „Auswählen durch die Weibchen“ nicht zu menschlich darstellen soll, dass häufig genug das Weibchen, einmal geschlechtlich erregt, dem ersten besten Männchen sich ergibt und dabei keinen „Geschmack“ in unserem Sinne verrät. So schmälert ein abgebrochener Schwanz keineswegs den Erfolg eines Eidechsen-Männchens. Und wenn man von den Schmuckfarben männlicher Schmetterlinge liest, dass sie zur Schau gestellt werden und die Weibchen die schönsten erwählen, so darf man die Arten nicht vergessen, die trotz aller Pracht, erst abgeflogen zur Fortpflanzung schreiten.

Die reifgewordenen Geschlechtsprodukte müssen ausgestossen werden. Handelt es sich um Eier, die der Befruchtung nicht bedürfen, so sind keine weiteren Vorkehrungen nötig; es sei denn, dass die Eier an besonderer Stelle untergebracht werden müssen. So ist es auch bei Tieren, deren Geschlechter in Vergesellschaftung oder wenigstens benachbart leben, wenn nur dafür gesorgt ist, dass Reifung und Lösung von beiderlei Geschlechtsprodukten gleichzeitig eintritt, um Befruchtung möglich zu machen. Diese Reifung ist an eine gewisse Lebensperiode des Tieres gebunden, daneben an eine zeitliche Periode (Fortpflanzungszeit). Ernährung und Temperatur ist dabei nicht ohne Einfluss, was namentlich für das Weibchen gilt, nach dem sich dann in der Regel das

Männchen richtet. So kann bei Fischen die Laichzeit durch Temperaturschwankungen um mehr als 1 Monat schwanken und ein kaltes Frühjahr verschiebt das Brutgeschäft unserer Vögel (s. S. 426).

Sind die Geschlechtsprodukte zur Lösung reif, so treffen die Tiere vielfach Vorkehrungen, die auf das Fortpflanzungsgeschäft abzielen, häufig auch auf die zu erwartenden Nachkommen. Sie greifen bei höher stehenden Tieren so sehr in ihre Lebensgewohnheiten und ihr Betragen ein, dass es auch dem minder geübten Beobachter auffällt und ihn von Brunst sprechen lässt. Die Brunst äussert sich als Höhepunkt der Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale, die jetzt in ihre Rechte treten; sie äussert sich namentlich auch in der Erregung des Männchens, dem jetzt meist die Aufgabe zufällt, das Weibchen zu suchen. Hierbei wird es geleitet durch bereits früher besprochene Faktoren: durch den Sexualgeruch, durch Erkennungsfarben, was höhere Ausbildung seiner Sinnesorgane und seiner Beweglichkeit fordert. Für letztere verfügt es über grössere Kraft, bei Wassertieren häufig über grössere Flossen, ausgiebigere Schwimmhäute oder kräftigere Ruderbeine. Daneben bringen Lautäusserungen die Geschlechter zusammen. Damit ist aber der Besitz des Weibchens noch nicht erzielt. Ihm müssen vielfach Bewerbungskünste vorausgehen. Am verständlichsten sind sie uns noch von Wirbeltieren, wo sie namentlich bei Vögeln eine hohe Ausbildung erreichen. Oben (S. 416) zählten wir bereits den Gesang hierher. Dass das Weibchen den besten Sänger zum Gatten wähle, kam uns unwahrscheinlich vor, da es ästhetische Gefühle und eine Art des Wählens voraussetzt, die zu menschlich gedacht sind. Wohl aber wird der Gesang das Weibchen zur Begattung anregen. Darauf zielt auch die Schaustellung des Hochzeitskleides. So wenn der Pfau sein Rad schlägt; Fasane mit entfaltetem Halskragen auf das Weibchen losrennen, der Fink mit hängenden Flügeln „balzend" um das Weibchen hüpft und seine sonst bedeckten Bürzelfedern enthüllt. Durch alles dies gerät auch das Männchen in hohe Erregung; in weclchem Maasse, ist vom Auerhahn bekannt, der in der Balze taub und blind ist für jede Gefahr. So erklären sich auch die Scheinkämpfe z. B. der Kampfhähne, die, namentlich bei polygamen Vögeln, wirkliche Liebes- oder Paarungskämpfe werden können um Nebenbuhler zu verjagen. Das ist auch die Absicht der Kämpfe der Säugetiere um den Besitz der Weibchen, nicht bloss bei polygamen Geweih- und Hornträgern, sondern nicht weniger ernsthaft bei manchen Robbenarten, bei denen die Bullen durch gewaltige Grösse sich auszeichnen. Das Weibchen ergibt sich dann meist dem Sieger, wohl ohne Wertschätzung seiner Taten; für seine sexuelle Erregung dienen wohl mehr Gerüche (S. 418).

Auch sonst sind im Tierreiche Bewerbungskämpfe der Männchen verbreitet Sie sind eine Äusserung des aggressiven Charakters des Männchens, seiner geschlechtlichen Erregung und gleichzeitig ein Mittel zu deren Erhöhung auch bei dem Weibchen. Demgegenüber stellt letzteres seine Sprödigkeit, die ja bei Spinnen selbst so weit gehen kann, dass das Werben um die Gunst der mordsüchtigen Weibchen manchem Männchen das Leben kostet. Allgemein erhöht aber Überwindung der Sprödigkeit die Erregung des Männchens und *Gross* sieht eben in hoher Erregung der Eheleute eine Förderung der Befruchtung und damit Sicherung der Arterhaltung.

Die Befruchtung ist eine äussere, wenn die Eier ausserhalb des mütterlichen Körpers den Spermien begegnen. Dies kann nur bei Tieren, die im Wasser leben, statthaben, indem dieses Medium als Träger der Spermien dient und sie länger oder kürzer am Leben erhält, was auf dem Lande unmöglich ist. Hier hat innere Befruchtung, also innerhalb der Mutter statt. Diese fehlt aber auch bei Wassertieren nicht, wenn es sich um Eier handelt, die entweder im Mutterleibe ihre Entwickelung ganz oder zum Teil durchlaufen, oder um Eier, die derart durch eine Schale umgeben sind, dass vor deren Bildung Befruchtung nötig ist.

Innere Befruchtung setzt Begattung voraus: Ausnahmen fehlen aber nicht. Bei vielen Schwämmen, Actinien, Muscheln u. a. werden ja die von benachbarten Individuen ausgestossenen Spermien einfach mit dem Atmungswasser aufgenommen und befruchten die Eier im Körper der Mutter. Ferner setzt das Männchen unserer Wassermolche, unter Liebesspielen, durch die es das Weibchen erregt, seine Samenmasse, die durch eigene Umhüllung zu einer sog. Spermatophore stiftförmig vereinigt sind, auf dem Boden ab. Das Weibchen sucht dieselbe auf und lässt das Spermienpaket sich an seine Kloakenspalte anhängen, von wo die Spermien in die Samentasche eindringen müssen. Beim Erdmolch kriecht das Männchen unter das Weibchen und schlägt seine Vorderbeine um die des letzteren. Darauf setzt es eine Spermatophore ab, beugt seinen Hinterleib seitwärts, so dass die Kloakenspalte des Weibchens oberhalb der Spermatophore zu liegen kommt, die dieses darin aufnimmt. Auch die weiblichen Scolopendren bringen in ihre Geschlechtswege eine Spermatophore, die das Männchen vorher auf ein Gespinst auf den Boden gelegt hat.

Ebensowenig kann als eigentliche Begattung gelten, dass das Männchen der Copepoden das Weibchen mit seiner Greifantenne oder mit seinem zu Klammerorganen umgewandelten 5. Fusspaar festhält und darauf an dessen Geschlechtsöffnung eine Spermatophore klebt. Ihr Inhalt an Spermien wird nun in diese Öffnung getrieben infolge Schwellung durch Wasseraufnahme eines anderen Teiles des Inhaltes der Spermatophore. Noch komplizierter ist es bei Tintenfischen, bei denen einer der Mundarme des Männchens zu einem Begattungsorgan (Hectocotylus) umgewandelt ist. Er wird in die weibliche Mantelhöhle gebracht und lässt hier los. Er ist der Träger von Spermatophoren mit kompliziertem Ejakulationsapparat, der bei Berührung unter Wasser explodiert und den Spermieninhalt ausspritzt.

Umgekehrt kann auch bei äusserer Befruchtung Begattung statthaben. So bei Fröschen, bei denen bekanntlich das brünstige Männchen auf den Rücken des Weibchens kriecht. Als Reflex auf die Berührung seiner Bauchhaut schlägt es darauf seine Vorderbeine, die auffällig kräftig sind und am Daumen eine drüsenreiche „Schwiele“ tragen, um den Vorderbauch des Weibchens. Tagelang hält es hier aus, bis unter seinem Druck die Eier nach aussen treten und befruchtet werden. Laichreife Fische reiben ihre Bäuche und Geschlechtsporen gegeneinander bis unter Erregung und Druck die Eier austreten und im Wasser befruchtet werden. Einen Schritt weiter finden wir dann Fische, deren Geschlechtsporus im Männchen zu einer Papille auswächst, die als Copulationsorgan innere Befruchtung und damit Viviparität ermöglicht.

In der Regel ist ja die Begattung eine innige Vereinigung beider

Geschlechter, wobei das Copulationsorgan in die weiblichen Geschlechtswege gebracht wird zur Reizung und zur Übertragung des Samens. Die Dauer der Begattung ist sehr verschieden, desgleichen die dabei eingenommene Stellung, entsprechend der gegenseitigen Lage der Geschlechtsöffnungen der Copulierenden. Bei vielen Insecten und im obengenannten Falle des „Hectocotylus" der Tintenfische endet sie mit Abreissen des Copulationsorganes, während sie bei anderen, z. B. bei der Mehrzahl der Vögel, nur in Aneinanderlagerung der Geschlechtsöffnungen besteht. In solchen Fällen kann zur Sicherung der gegenseitigen Lage anderweitige Vereinigung der Copulierenden erzielt werden, z. B. bei Regenwürmern durch ein Secret des Gürtels, das die vereinigten Würmer umgibt. Auch fehlen Vorkehrungen nicht, um den Verbleib der ejakulierten Spermien in den Geschlechtswegen des Weibchens zu sichern. Bei verschiedenen Nagetieren wird zu dem Zweck nach Ejakulation der Spermien seitens des Männchens ein Secret von accessorischen Drüsen in die Scheide ergossen, das zu einem Pfropf gerinnt und die Scheide bis kurz vor der Geburt verschliesst.

Der zeitliche Abstand zwischen Begattung und Befruchtung ist sehr verschieden lang und hängt ab von der Widerstandsfähigkeit und Lebensdauer der Spermien ausserhalb des Hodens. Bei Säugern mag die Lebensdauer derselben innerhalb der weiblichen Geschlechtswege im allgemeinen etwa 8 Tage betragen. Wir wissen aber, dass bei unseren Fledermäusen die Copulation im Herbste statthat. Hierdurch wird der Uterus angefüllt mit Sperma, das zu einer Masse koaguliert, in welcher die Spermien während des Winterschlafes bis zum Frühling sich lebend erhalten. Dann erst hat Loslösung und Befruchtung der Eier statt. In diesem Falle fällt also die Brunst nicht zusammen mit der Eireife. Auch andere Tiergruppen liefern uns Beispiele von langer Lebensdauer ejakulierter Spermien. Wir erinnern an die Henne. Bekanntlich vermag diese etwa 21 Tage lang nach der letzten Begattung befruchtete Eier zu legen; so lange bleiben also in ihrem Eileiter Spermien befruchtungsfähig. Bei weiblichen Salamandern, allgemeiner noch bei Wirbellosen, namentlich bei Insecten, bestehen hierfür Samentaschen, in denen Sperma bewahrt wird zur zeitweisen Befruchtung der Eier. Insectenweibchen werden hierdurch befähigt, nach der Copulation zu überwintern um erst im folgenden Früjahr ihre Eier zu befruchten. Bei der Bienenkönigin erhält sich das Sperma selbst 3 Jahre lang befruchtungsfähig in der Samentasche.

Die parthenogenetische sowohl als die befruchtete Eizelle erfährt die auf S. 331 kurz angedeuteten Veränderungen, die wir in ihrem Fortgang direkte Entwickelung nennen, wenn die Jugendzustände von den Erwachsenen nur durch körperliche Unfertigkeit sich unterscheiden und in den ausgebildeten Zustand durch allmähliche Wachstumsprozesse übergeführt werden. Dieser Entwickelungsgang der Säugetiere, Vögel, Reptilien, vieler Fische und einzelner Wirbelloser wird auch wohl Epimorphose genannt im Gegensatz zur Metamorphose oder den Fällen indirekter Entwickelung, bei denen das sich entwickelnde Tier Verwandlungen am eigenen Körper erfährt. Die indirekte Entwickelung des Generationswechsels (S. 467) ist also keine Metamorphose. Bei letzterer unterscheiden sich die Jugendzustände von den Erwachsenen nicht nur quantitativ durch geringere Grösse und Unreife der Geschlechtsorgane, sondern auch qualitativ durch den Besitz von provi-

sorischen oder Larvenorganen. Diese befähigen die Jugendzustände oder Larven unter Bedingungen zu leben, die häufig sehr verschieden sind von denen der Eltern. Die Larvenorgane können nämlich eine Rolle spielen bei der Bewegung, bei der Nahrungsaufnahme, bei der Atmung, sie können selbst der Larve gestatten, in einem anderen Medium zu leben als der ausgebildete Zustand (Imago).

Die kiemenatmende, omnivore, mittels eines Ruderschwanzes schwimmende Kaulquappe, die zum vierbeinigen, carnivoren Grasfrosch wird, der durch Lungen atmet; die im Aas lebende fusslose Made, die zur Fliege wird; die mit starken Kiefern im Holz bohrende nackte Raupe des Weidenbohrers, die zum nektarsaugenden Schmetterling sich entwickelt; die zarte, durchsichtige, planktonische Larve mit Schwebevorrichtungen, die zur schwerfälligen Krabbe, oder zum formlosen Schmarotzerkrebs, oder zum festsitzenden Rankenfüssler sich umbildet, sind einzelne Beispiele gänzlich verschiedener Lebensweise und dafür benötigter Organe des erwachsenen Tieres und seiner Larve.

Der Begriff Larve ist also morphologisch ein sehr dehnbarer, Besitz provisorischer Organe allein genügt noch nicht für ihn. Die Allantois des Wirbeltierembryos, die Placenta des Säugers, die äusseren Kiemen eines Haiembryos sind gewiss provisorische Organe von vorübergehender Funktion, damit sind die genannten Jugendstadien aber noch keine Larven. Dafür wird weiter gefordert die Fähigkeit ein selbständiges Leben zu führen, gleichgültig ob unvollkommen, wie die Gastrula-Larve des Amphioxus, die nur erst aus zwei Zelllagen besteht, oder vollkommen wie das Beuteljunge eines Beuteltieres. Letzteres darf doch Larve genannt werden, so lange es mit seinem larvalen „Saugmund“ an der Zitze hängt, sich mit unverhältnismässig starken Vorderbeinen und Krallen am Haar der Mutter festhält, eine Lunge hat mit provisorischen geräumigen Luftkammern u. dgl. m.

Den endlosen Verschiedenheiten der Metamorphosen und der Larven nachzugehen, fällt ausserhalb unseres Rahmens. Es genüge auf Früheres zu verweisen (S. 340) und daran zu erinnern, dass bei Metamorphose der Larven in den fertigen Zustand Histolyse eine grosse Rolle spielt, die rückschreitende Metamorphose also, wobei Gewebe durch Phagocyten verzehrt wird oder wobei es teils resorbiert wird, teils sich regeneriert.

Will man die direkte Entwickelung (Epimorphose) als die ursprünglichere Entwickelungsform ansehen, so darf man daneben nicht vergessen, dass wir sie früher (S. 447), z. B. bei Tieren des Süsswassers, durch Unterdrückung freier Larvenformen infolge des Lebens in diesem Medium sekundär entstehen sahen. Wenn es ferner richtig ist, dass Reptilien, Vögel und Säuger von amphibienähnlichen Stammformen, deren Entwickelung vermutlich eine metamorphe war, sich herleiten, so ist demnach ihre jetzige direkte Entwickelung eine sekundär erworbene. Ihre Eier wurden dotterreicher, sie konnten also den sich entwickelndem Jungen soviel Nahrung bieten, dass sie das Ei erst in einem Stadium zu verlassen brauchten, in welchem sie mit grösserer Sicherheit ihren eigenen Lebensweg gehen konnten. Diese Sicherheit wurde eine grössere durch Brutpflege, die sie erfuhren (Nestbau, Sorge für die Jungen) oder durch längeren Verbleib im Mutterleib, was zu Viviparität führte.

Umgekehrt sehen wir bei Insecten Larvenentwickelung entstehen aus epimorpher Entwickelung. Wir wissen ja, dass gerade die ursprünglichen Arten (Heuschrecken, Grillen, viele Wanzen usw.) Jugendstadien haben, die sich nur durch unvollkommene Organisation von den Erwachsenen unterscheiden. Eigentliche Larvenorgane haben sie nicht. Erst in den Jugendstadien der Käfer, Schmetterlinge, Fliegen, Netzflügler u. a. treten diese auf, jedenfalls zusammen mit einer Lebensweise, die von der der geschlechtsreifen Erwachsenen ganz verschieden ist. In dem Erwerb der Metamorphose lag ein Fortschritt. Zunächst insofern als die Larve ausschliesslich der Ernährung sich widmen und dafür an Lebensbedingungen sich anpassen konnte, die für die geschlechtsreife Imago im Hinblick auf die Reproduction ungünstige gewesen wären. Dieser Unterschied musste sich noch mehr verschärfen, als die Insecten die Flugfähigkeit erwarben. Damit mussten die Häutungen, die ja das Wachstum eines Organismus fordert, der in einen Chitinpanzer eingeschlossen ist, auf die wachsenden Larvenstadien verlegt werden; denn es liegt im Interesse des Flugvermögens, dass das geflügelte Insect nicht zeitweilig flugunfähig gemacht wird durch Häutung.

Da bei Larvenentwickelung das junge Tier bereits früh dem Ei entschlüpft und für sich selbst sorgt, stellt es keine hohen Anforderungen an den Dotterreichtum des Eies. Das Ei kann daher klein sein, fordert nicht viel Substanz von der Mutter und gestattet dieser, eine grosse Zahl Eier zu legen. Dies sowohl, als auch die bewegliche, wenigstens leicht transportierbare Larve selbst sind günstige Faktoren für die Verbreitung der Art. Bewegliche Larvenstadien sind daher Vorbedingung für die Fortdauer sessiler Arten (S. 375).

So besteht überall Zusammenhang zwischen Entwickelung und Lebensweise. Dieser Zusammenhang wird uns noch näher gerückt durch Beachtung dessen, was das entwickelungsfähige Ei erfährt. In erster Linie kann das Ei gelegt werden, um erst während des **Legens** oder kurz vorher oder nachher befruchtet zu werden; es sei denn ein parthenogenetisch sich entwickelndes Ei.

In allen diesen Fällen nennen wir die Art **ovipar**. **Vivipar** nennen wir sie, wenn sie lebendige Junge gebiert und zwar ohne die ursprüngliche Eihülle. Prinzipiell ist dieser Gegensatz allerdings nicht, denn es gibt auch sog. **Ovovivipara**, die verschieden weit fortgeschrittene Embryonen, aber noch in ihrer Eihülle, zur Welt bringen, wie Eidechsen und Schlangen, was ja eigentlich auch bei den Vögeln der Fall ist, die wir gewohnt sind Ovipara zu nennen. Im Gegensatz ferner zu den oviparen Wassermolchen gebiert der gefleckte Erdmolch im Wasser vierbeinige Junge, die aber ihre Eihülle erst frühestens während der Geburt sprengen und noch später ihre larvalen äusseren Kiemen verlieren; er ist also streng genommen ovovivipar. Das gilt auch für die Kreuzotter, die Eier legt, aus denen jedoch die Jungen sofort durch Zerreissen der Schale zutage treten, weshalb man ihr den Genusnamen Vipera beilegte. Der schwarze Erdmolch wirft dagegen nur 2 Junge ohne Eihülle und bereits ohne Kiemen, ein verkleinertes Ebenbild der Mutter also, die wir demgemäss vivipar nennen (S. 454).

Es gibt dann weiter Arten, von denen das eine Individuum ovipar, das andere vivipar ist. So legen die Arten der Schlange Epicrates je nach Umständen pergamentschalige Eier oder sie bringen lebende Junge zur Welt. Unter unseren heimischen Lacerten ist nur L. vivipara lebendig gebärend. Umgekehrt

ist die Mehrzahl der Arten von Peripatus vivipar, die übrigen ovipar. Auch in der Holothurienfamilie der Synaptiden gibt es lebendig gebärende Arten, indem entweder die Leibeshöhle oder die Genitalschläuche als Brutraum fungieren. Desgleichen tritt unter Selachiern und Knochenfischen bei zahlreichen Arten unvermittelt vivipare Vermehrung auf.

Im allgemeinen werden wir annehmen dürfen, dass Viviparität aus Ovoviviparität sich entwickelte, dass sie ein Schritt weiter war zur Sicherung des Jungen, dessen Ausbildung in den Mutterleib verlegt wurde. Nicht jeder Tierkörper eignet sich hierzu (S. 482). Viviparität ist undenkbar für Vögel, deren Flugvermögen einen kompakten Rumpf verlangt, der für Schwangerschaft keinen Raum gewährt. Ebensowenig finden wir den Körper der fliegenden Insecten mit Jungen belastet. Viviparität fehlt aber den niederen Verwandten der letzteren durchaus nicht, sie tritt auf bei Tausendfüssen, auch bei Skorpionen und primitiven Spinnen. Unter den Legionen fliegender Insecten ist sie aber auf ganz einzelne Fliegen beschränkt, deren Larven parasitisch leben, wie die der Tachinen und Oestridae, oder aber in Kadavern (Sarcophagidae). Bei den übrigen Insecten ist diese sog. „Larviparität“ entweder in deren Larven verlegt (Pädogenese der Cecidomyen, S. 470), oder die viviparen Weibchen sind flügellos. Dies ist der Fall bei den meisten viviparen Frühlingsweibchen der Blattläuse und selbstredend bei madenartigen, parasitisch lebenden Weibchen der Stylopiden. Endlich können unter viviparen Insecten auch beide Geschlechter flugunfähig sein, wie bei manchen zwischen Termiten und Ameisen lebenden Staphylinen; wie die Lausfliegen, die Pupipara genannt werden, da ihre Larven unmittelbar nach der Geburt sich verpuppen und den Eindruck machen, als Puppe geboren zu sein.

Man hat die Viviparität wohl mit einem zeitweiligen Parasitismus der folgenden Generation einer Art auf der vorhergehenden Generation verglichen (*Faussek* 1904), da der Embryo zum mindesten Schutz, meist aber mehr vom mütterlichen Körper empfängt. Dieser „temporäre Parasitismus“ unterscheidet sich jedoch von dem gewöhnlichen Parasitismus schon gleich dadurch, dass der Parasit keiner regressiven Metamorphose unterliegt (s. u.). Geläufiger ist die Auffassung, dass man in der Viviparität eine innere Brutpflege sieht.

Gehen wir von der Annahme aus, dass ursprünglich die Eier dotterarm, daher klein, dafür aber zahlreich waren, dass sie einfach ausgestossen wurden, daher eine hohe Vernichtungsziffer (S. 469) hatten, so konnten zur Sicherung der Nachkommenschaft 2 Wege eingeschlagen werden. Der eine führte durch Larvenstadien zum erwachsenen Tiere, auf dem anderen wurde den Eiern mehr Dottermaterial mitgegeben. Sie wurden damit zwar weniger zahlreich, die Jungen verliessen die Eier aber weit reifer, was ihre Dauerfähigkeit erhöhen musste. Jetzt galt es, die spärlicheren Eier zu beschützen. Zunächst geschah dies durch Umhüllung, die sie resistenter machte gegen Witterungseinflüsse, gegen mechanische Schädlichkeit und gegen Gefahren seitens Räuber. So enstanden chitinöse oder andere Eischalen, solche von pergamentartiger Konsistenz (Reptilien) oder mit Kalkeinlagerung (Vögel z. B.). In Verbindung damit musste dann wieder die auf der Spitze des Schnabels sitzende Eischwiele entstehen, mit welcher der eireife Vogel die Eischale öffnet und der Eizahn im Zwischenkiefer vieler Reptilien zum Öffnen der Pergamentschale, die sie im Ei eingeschlossen hält.

Folgen wir dieser durchaus hypothetischen biologischen Stufenleiter noch weiter, so erfuhr das Ei weitere Sicherung durch Sorge seitens der Eltern, die zu äusserer Brutpflege führte. Aus dieser weitverbreiteten Erscheinung mögen nur wenige Gruppen von Beispielen angeführt sein. Zunächst handelt es sich um Auswahl des Ortes, wo die Eier gelegt werden sollen. Insecten suchen dafür die geignete Futterpflanze auf, die der Mutter selbst meist ganz indifferent ist; andere wählen Humus, Kadaver oder Mist. Der heilige Pillenkäfer (Ateuchus) und Verwandte drehen um das Ei einen Mistballen, den sie vergraben. Lebt die Larve parasitisch, so wird dafür gesorgt, dass sie oder die Eier auf oder in das zukünftige Wohntier geraten (Laus, Schaffliege, Schlupfwespen, Tachinen usw.) Häufig gleicht die Sorge reifer Überlegung, so wenn der Pflaumenbohrer Rhynchites cupreus sein Ei in eine noch harte Pflaume legt, ihren Stiel aber zur Hälfte durchschneidet, so dass sie, später abgefallen erst zu einer Zeit in Fäulnis übergeht, die den Bedürfnissen der Käferlarve entspricht. Bei der bereits am Boden liegenden Pflaume, würde die Fäulnis zu früh eintreten und die gesund fortwachsende Pflaume kann die Larve nicht gebrauchen.

Die Auswahl des Ortes führt die landlebenden Amphibien zur Eiablage ins Wasser, die Seeschildkröten und Degenkrabbe aus dem Meere an den Strand, um die Eier im Sande zu verscharren. Sie lässt viele Fische geeignete Verstecke für die Eier aufsuchen oder eine Grube für dieselben austiefen oder sie kleben ihre Eier am Boden fest, wie der Hering. Andere Fische unternehmen weite Reisen, wie der Lachs, um sie im Süsswasser unterzubringen; wieder andere begeben sich zum Laichen nach untiefen Bänken, wie viele Gadus-Arten, Sardinen, Sardellen und andere Wanderfische (S. 449). Das Weibchen des Bitterlings bringt mit Hilfe seiner Legeröhre seine grossen Eier in der Kiemenhöhle der Süsswassermuscheln unter, in der sich die jungen Fischchen bis zum Ausschlüpfen entwickeln.

Die Sorge für die Eier geht aber in zahllosen Fällen viel weiter. Die weiblichen Schildläuse bedecken selbst nach ihrem Tode dieselben mit ihrem Körper. Die Weibchen der Ohrwürmer und Tausendfüsse behüten die Eier und die eben ausgeschlüpfte Brut; desgleichen die Skorpione. Auch bei vielen Fischen bewacht namentlich das Männchen streitlustig die Eier. Beim Seehasen (Cyclopterus) z. B. treibt es fortwährend einen Wasserstrom gegen den Eihaufen und sorgt durch Umlagerung desselben für weitere Durchlüftung, bis die jungen Fischchen mit ihren Saugscheiben sich am Vater festzusaugen vermögen. Leucaspius delineatus erreicht dies, indem er mit seinem Schwanze die Pflanzen, auf denen die Eier angeklebt sind, zur Erschütterung bringt; auch der Tintenfisch (Octopus) treibt aus seinem Trichter einen Wasserstrom über die Eier. All diese tiefstehenden Tiere sorgen und verteidigen, was ihr Eigentum ist. Es ist der niedrige Keim der „Mutterliebe“, wie die Henne sie zeigt, der „Affenliebe“, mit der der Affe sein Junges verteidigt, der altruistischen Elternliebe des Menschen, der sein Leben gibt für sein Kind.

Wieder in anderer Form zeigt sich die Brutpflege beim Blutegel Clepsine, der Eier und Junge am Bauch trägt, bei Spinnen, deren Weibchen wochenlang den umsponnenen Eiersack am Bauche mitführt, bis dass die Jungen sich an den Rückenhaaren der Mutter festklammern oder bei den Asselspinnen (Pantopoden), deren Männchen die Eiersäckchen an dafür bestimmten Beinen herum-

tragen. Als weiteres Beispiel sei das Männchen der Geburtshelferkröte (Alytes) genannt, das sich die Eischnur um die Hinterbeine wickelt (S. 453). Ferner verschiedene Fische (Cichlidae, Welse, Apogonidae) — bei der einen Art sind es die Männchen, bei der anderen die Weibchen — welche die sich entwickelnden Eier in der Mundhöhle bewahren, woselbst die jungen Fischchen bei Gefahr auch Schutz suchen (*Wiedersheim* 1900, *Gill* 1905) (Fig. 23). Etwas Ähnliches zeigt der Frosch Rhinoderma Darwini, in dessen Schallblasen die Eier zur Entwickelung kommen.

Andere Fische (Aspredidae) kleben sich die Eier an die Bauchhaut, worauf diese die Eier derart umwuchert, dass sie ihr gestielt aufsitzen. Ähnlich ist es bei der weiblichen Wabenkröte (Pipa). Auf ihrem Rücken werden die Eier, wohl durch das Männchen, festgeklebt; um diese wuchert und stülpt die Epidermis sich wabenartig ein, so dass jedes Ei in eine Schüssel zu liegen kommt, die mit einer vom Ei gelieferten Deckelscheibe geschlossen wird, bis dass die Jungen dieselbe sprengen, nachdem sie ihre ganze Metamorphose hier durchlaufen haben. Bei anderen Froschlurchen werden die Eier am Bauche (Rhacophorus reticulatus) oder auf dem Rücken in ganz untiefer (Hyla Goeldi) oder tiefer Tasche getragen (Nototrema, Notodelphys). Eine Parallele hierzu bieten die Männchen der Seenadeln und Seepferdchen (Syngnathidae). Der einfachste Fall findet sich in unserer Fauna bei Nerophis ophidion. Hier werden die Eier in mehreren Reihen längs der Bauchfläche durch Schleim festgeklebt. Bei Siphonostoma bildet aber eine Hautfalte jederseits an der Ventralfläche des Schwanzes eine Bruttasche, in welcher die vom Weibchen eingeführten Eier ihre Entwickelung durchlaufen, indem sie ebenso wie bei Pipa aus den Gefässen des Elters gasförmige und flüssige Nahrung beziehen. Bruttaschen kennen wir auch von den Flohkrebsen, Asseln und Copepoden (Notodelphys), während die Schalenkrebse ihre Eier am Hinterleib tragen. Selbst bei Seeigeln können durch Vertiefung der Füsschenfelder Bruttaschen entstehen; auch Seesternen und Holothurien fehlen sie nicht (*Ludwig* 1904).

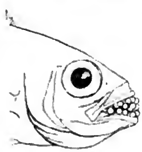


Fig. 23.
Apogon Hoevenii mit Eiern im Maule.

Wieder andersartige Sorge erfahren die Eier, indem sie in einem Kokon, in einem Gespinst oder, wie bei manchen Mollusken und Fischen, durch Secrete des Geschlechtsapparates des Weibchens zu Eiernestern vereinigt werden. Eigentliche Nester finden wir in grösster Vollkommenheit bei den sozialen Insecten (s. u.), aber auch Wirbeltiere haben sie in weiter Verbreitung. Zunächst die Fische, namentlich die des Süsswassers. Unter diesen ist das des Stichlings oft beschrieben. Hier webt das Männchen mit Schleimfäden, die ein Sekret seiner Niere sind und im Wasser erstarren, aus Pflanzenteilen ein faustgrosses Nest, das es tapfer verteidigt. Beim Labyrinthfisch Trichogaster vereinigt das Männchen abgerissene Wasserpflanzen zu einem kuppelförmigen Nest, das an der Oberfläche treibt durch darunter ausgestossene Luftblasen. Etwa 70 Stunden nach der Eiablage stösst es die Kuppel durch, so dass die Luft entweicht und das Nest zu einer Scheibe sich abflacht, unter der das Männchen weiter für die Brut sorgt. Auch ein Wels (Hoplosternum) gibt seinem Nest aus abgebissenen Pflanzenteilen Schwimmfähigkeit durch schaumigen Schleim, der an

der Luft erhärtet. Desgleichen macht der Characinide Sarcodoces ein schaumiges, treibendes Nest.

Material aus eigenem Leibe, und zwar Schleim aus den vergrösserten Speicheldrüsen, verwenden auch die Mauerschwalben zum Aneinanderkleben der Lehmstückchen, aus denen sie ihr Nest aufbauen. Ausschliesslich aus Schleim besteht dann das essbare Nest der an tropischer Küste lebenden Schwalbenart Salangane (Collocalia), das als kleiner Napf den Felsen angeklebt ist. Enten tapezieren ihr Nest mit ausgerupften Dunenfedern aus u. d. m.

Vom Nestbau der Vögel (*Wood* 1865), dessen grosse Verschiedenheit bekannt ist, sei nur angedeutet, dass die monogamen Vögel im allgemeinen mehr Sorge auf denselben verwenden als die polygamen. Hoch- und vielfliegende Vögel nisten hoch und machen meist kunstvolle Nester mit kleinen Eiern. Aus ihnen schlüpfen hilflose Jungen aus, die langdauernder Pflege bedürfen, weshalb man diese biologische Vogelgruppe auch Nesthocker nennt.

Wenig fliegende Vögel bauen meist niedrige, schlecht versorgte Nester mit grossen Eiern. Auch die Erdnister, wie die fluglosen Vögel und wie die Sumpfvögel und Möven, deren Nest häufig nur aus einer Vertiefung im Erdboden besteht, haben grosse, dotterreiche Eier. Bei allen diesen kommen die Jungen dementsprechend vollkommen aus dem Ei und verlassen alsbald das Nest, weshalb man bei dieser Gruppe von Nestflüchtern spricht.

Die Brütezeit schwankt entsprechend der Grösse der Eier und der des Vogels zwischen 10 (Kolibris) bis ungefähr 50 Tage (Strauss). Das Brüten übernimmt ganz vorwiegend das Weibchen. Bei der Haustaube z. B. fällt $^3/_4$ des Brutgeschäftes auf das Weibchen, das bei manchen Vögeln während des Brütens vom Männchen gefüttert wird. Nur bei Crypturidae und Ratitae besorgt das Männchen allein oder vorwiegend das Brutgeschäft. Bei Grossfusshühnern (Megapodidae) und Kuckucken entziehen sich aber beide Geschlechter desselben. Das Männchen der Megapodidae scharrt nämlich aus Erde und Pflanzenteilen einen Haufen zusammen, in welchem die Eier durch die Gärungswärme ausgebrütet werden. Viele Kuckucke endlich bemühen sich gar nicht um die Eier und legen dieselben einfach in die Nester anderer Vögel, ihnen die Brutpflege überlassend. Diese Art Parasitismus ist vielleicht aus einer Gewohnheit entstanden, wie die der ihnen verwandten Madenfresser (Crotophaga), bei denen mehrere Weibchen ihre Eier in ein gemeinschaftliches Nest legen.

Schon die Tatsache, dass nur ein ganzes Gelege bebrütet wird und dass dessen Zustandekommen immerhin mehrere Tage beansprucht, fordert, dass das gelegte Ei wenigstens mehrere Tage ohne Schaden unbebrütet bleiben kann. Es bedarf zu seiner weiteren Entwickelung einer Brutwärme von ungefähr 40° C. Unterm Brüten entsteht an der Bauchfläche mancher Vögel eine federlose Stelle: ein Brutfleck. Die Jungen der Nesthocker müssen, wie oben gesagt, ihrer Unvollkommenheit wegen von den Eltern gefüttert werden; bei einzelnen, wie bei Tauben, liefert der Kropf ein milchiges Drüsensecret zur Atzung der Jungen.

Die bisher besprochene Sicherung und Pflege der Eier und Jungen geschah durch äussere Brutpflege. Sie wird vielen aber auch zuteil durch sog. innere Brutpflege. Hierunter versteht man, dass sie ihre Entwickelung

im Mutterleibe durchmachen, wie bei der auf S. 477 genannten Ovoviviparität und Viviparität. Beide fordern eine entsprechende Veränderung im mütterlichen Organismus, der die Jungen in den Geschlechtswegen austragen muss, mit verschiedener Tragezeit und Zahl der Geburten. Bei vielen schliesst sich hieran die Sorge (äussere Brutpflege) für das mehr oder weniger hilflos geborene Junge. Die Säuger „säugen" sie zunächst gross durch Darreichung von Milch. Bei den Beuteltieren geschieht dies so, dass die „Beuteljungen", die in einem Beutel oder wenigstens zwischen Beutelfalten getragen werden, anfänglich vermittelst ihres Saugmundes an den Zitzen hängen; hier wird ihnen durch Kompression der Milchdrüse, die sie durch einen Muskelapparat erfährt, so lange Milch eingespritzt als sie zu schwach sind zu saugen. Da unter Wasser nicht gesaugt werden kann — denn Saugen beruht auf Verdünnung der Luft in der Mundhöhle —, wird auch den Walfischjungen durch einen ähnlichen Modus die Milch ins Maul gespritzt. Für den Ameisenigel (Echidna) endlich, der sein Ei im Brutbeutel ausbrütet, werden wir wohl annehmen müssen, dass das Junge sich ernährt durch das Secret der Mammardrüsen. Dieses wird dann aber wohl aufgeleckt werden müssen, da Zitzen fehlen.

Die Sorge der Eltern erstreckt sich weiterhin auf Reinigung, Verteidigung und beständige Leitung der Jungen, auf Unterweisung in den Gefahren des Lebens und, falls es Raubtiere sind, auf Unterricht in der Jagd. Zum Schluss sei an die auf S. 364 behandelte biologische Ringbewegung erinnert, die den Familienverband und den Schutz der Jungen versichert.

Über die Zahlenverhältnisse der Geschlechter[1]) ist nur wenig Sicheres bekannt, noch am meisten hinsichtlich der Geborenen, und zwar von Haustieren. Weit wichtiger ist aber das Zahlenverhältnis der überlebenden geschlechtsreifen Tiere. Der allgemeine Eindruck ist wohl der, dass die Männchen einiger weniger Säugetiere, vieler Vögel (wenigstens bei den monogamen) und einiger Fische und Insecten die Weibchen an Zahl beträchtlich übertreffen (*Darwin*). Vom Wasserfrosch, um nur ein Beispiel zu nennen, ist aber ein auffälliges Überwiegen der Weibchen angegeben (*Pflüger*). Unter besonderen Verhältnissen kann sich das Zahlenverhältnis der Geschlechter ganz einseitig verschieben, wie folgende Beispiele zeigen. Bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Tieren überwiegt meist die Zahl der produzierten Weibchen (Daphniden, Blattläuse, Gallwespen), auch das Umgekehrte hat statt (Polistes, Nematus u. a.). In einem Bienenvolk treten die nur während weniger Monate erscheinenden Drohnen ganz zurück gegenüber den immer wieder erneuerten Generationen der Arbeiterinnen. Ähnlichem Missverhältnis begegnen wir im Ameisenstaat, wo ja die Männchen ebenfalls eine vorübergehende Erscheinung sind. Umgekehrt wird man eine Überzahl der Männchen annehmen müssen, wenn es sich um solche schwierige Fortpflanzungsverhältnisse handelt, wie bei den Stylopiden, bei denen das in Hummeln parasitisch lebende Weibchen nur mit dem Hinterleib aus deren Haut hervorguckt und von dem geflügelten Männchen aufgesucht werden muss, das, ausschliesslich dieser Tätigkeit sich hingebend, nur wenige Stunden lebt. Auf ähnlichen Anforderungen an das

[1]) Über geschlechtsbestimmende Ursachen finden sich einige Bemerkungen auf S. 439, vergl. auch S. 146.

Männchen mag auch die Erscheinung beruhen, dass bei manchen Eintagsfliegen (Chloëon, Potamanthus), deren Lebensdauer als Imago oft nur nach Stunden bemessen ist, die Zahl der Männchen die der Weibchen um das 60 fache übersteigen soll.

Solches Überwiegen der Männchen könnte auch vorgetäuscht werden durch die namentlich von Insecten bekannte Erscheinung der Proterandrie, wonach innerhalb derselben Brut die Männchen früher erscheinen, bei Bienenarten z. B. bis um 4 Wochen, als die Weibchen. Es ist möglich, dass dies in manchen Fällen abzielt auf Vermeidung der Inzucht, namentlich der Inzestzucht, der Blutschande also, wobei sich Geschwister untereinander oder ihre Eltern befruchten, beides zum schliesslichen Nachteil der Art. Auch von Juliden ist Proterandrie bekannt, mit der Besonderheit, dass neben den proterandrischen kleinen Männchen grosse auftreten (Hysterandrie), die erst später reif werden, wenn ihre Schwestern bereits befruchtet sind (*Verhoeff* 1900). Vorkommen von Doppelmännchen ist auch von Spinnen beschrieben worden, sowie von Crustaceen (Orchestia, Tanais). Bei letzteren zeichnen sich die einen Männchen durch grosse Scheren (Packer), die anderen durch Ausbildung der Geruchsorgane (Richer) aus. Auch unter tropischen Schmetterlingen tritt hier und da Polymorphismus der Männchen auf. Ebensowenig fehlt es unter ihnen an Arten, die hinsichtlich der Weibchen polymorph sind. Bekannt ist dafür namentlich Papilio Memnon L., bei dem es gar 3—4 Sorten von Weibchen gibt von solcher Verschiedenheit, dass sie als zu verschiedenen Arten gehörig beschrieben wurden. Durch Züchtung wurde aber festgestellt, dass sie nur einer Art angehören und selbst aus den gleichartigen Raupen eines Geleges hervorgehen können. Das Männchen tritt demgegenüber nur in einer Form auf (*de Meyere* 1910).

Hier schliesst sich folgerichtig die Frage an nach der Kreuzbefruchtung und ihrer Verhütung bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Arten, die sich nahestehen und nebeneinander wohnen. Ein nächstliegendes Hemmnis für deren Zustandekommen kann gelegen sein in der Verschiedenheit der Reifezeit der Geschlechtsprodukte zweier in Frage kommender Arten. So fällt z. B. die Laichzeit von Rana temporaria 14 Tage später als die der nahe verwandten R. arvalis. Handelt es sich um innere Befruchtung, welche Begattung voraussetzt, so kann diese mechanisch unmöglich sein durch Unterschiede in Form und Maass der Begattungsorgane. Man hat früher hierin, namentlich bei Insecten, ein wichtiges Moment für Reinerhaltung zusammenlebender Arten sehen wollen. Neuere Untersuchungen haben aber solche mechanisch verursachte sexuelle Isolation, wie sie die Copulationsorgane der Landasseln, sowie vieler Spinnen (*Dahl*) zuwege bringen, im übrigen nur ausnahmsweise bestätigen können. Aber selbst wenn solche Hindernisse der Bastardierung wegfallen und die Spermien das Ei erreichen, kann ihnen die Fähigkeit abgehen, dessen Teilung anzuregen. Damit wäre dann ebensogut physiologische Isolierung nebeneinander wohnender Arten erzielt. Ausgiebiger noch wird diese erreicht durch die namentlich bei höheren Tieren bestehende Abneigung gegen Begattung mit Individuen, die nicht die gleichen Artcharaktere haben.

Gerade das letzte Jahrzehnt hat verschiedene der genannten Hemmnisse der Bastardierung experimentell überwunden. Uns interressieren hier aber nur

die in der Natur auftretenden Bastarde. Man kennt sie von Schmetterlingen seit langem von Fischen (Salmoniden, Cypriniden u. a.), von Wildenten, Fasanen, den Rackelhühnern, wie man die Bastarde zwischen Birk- und Auerhühnern nennt; auch Molge (Triton) Blasii ist als Bastard von Molge cristata und marmorata erkannt u. a. m. Der Form nach halten die Bastarde im allgemeinen die Mitte zwischen den Eltern; es scheint, dass viele derselben steril sind.

Der sexuelle Zusammenschluss zweier Individuen zur Ehe wird nur ausnahmsweise für längere Zeit eingegangen, wie bei vielen Raubvögeln, bei denen sie sich über mehrere Brutperioden erstreckt. Solche Monogamie beschränkt sich bei den übrigen Vögeln meist nur auf eine Brutperiode, nach deren Ablauf die Eheleute ihres Weges gehen und sich anderen Artgenossen anschliessen. Seltener bleiben sie und die Nachkommen zu einer Familie (Volk, Kette) vereinigt, wie beim monogamen Rebhuhn. Dies ist gleichzeitig ein Beispiel für die Verschiedenheit der Ehe nahe verwandter Vögel; denn während auch Haselhuhn und Schneehuhn monogam sind, leben Birk- und Auerhuhn in Polygamie und zwar so lose, dass der Hahn bereits nach der Begattung seine verschiedenen Weibchen verlässt. Bei anderen Polygamisten, wie der Hahn, bleibt das Männchen Haupt und Verteidiger des Familienverbandes.

Ähnliche Verschiedenheiten bieten die Säuger. Schon der Nahrungssorge wegen sind die Raubtiere meist monogam, mit Ausnahme der polygamen Robben, deren Fisch-Menu leichter erworben wird. Auch unter Heerdentieren gibt es monogame. Polygamie tritt meist als Polygynie auf, indem ein Männchen verschieden zahlreiche Weibchen besitzt; sehr selten umgekehrt als Polyandrie, wie bei manchen Fischen (Cyprinidae, Corydoras). Gegenüber diesen beiden Arten einseitiger Polygamie steht die beiderseitige, bei der Vater sowohl wie Mutter sich verschiedenen flüchtigen geschlechtlichen Verbindungen hingeben und die Sorge für die Brut der Mutter zufällt. Wir kennen diese primitivste Art geschlechtlicher Verbindung von Gürteltieren, Fischen und vielen Wirbellosen.

Zum Schlusse sei noch des Hermaphroditismus gedacht, insoweit er Beziehungen verrät zu biologischen Faktoren. Sein eigentliches Interesse liegt ja mehr auf der anatomischen Seite (*Stephan* 1901). Als ursprüngliche primäre Zwitterigkeit darf wohl die der Schwämme und Ctenophoren gelten. Bei den übrigen Tieren ist sie vermutlich erst sekundär entstanden, d. h. erworben durch solitäre Lebensweise, durch Sessilität, träge Locomotion, Parasitismus. Das lässt sich bei weitem nicht für alle Fälle erweisen, andere zeigen aber deutlich den Einfluss der Lebensweise. In der familienreichen Abteilung der Crustaceen finden sich Zwitter einzig unter den sessilen Rankenfüssern, sowie unter den Asseln (Isopoden), insoweit letztere auf Fischen parasitieren (Cymothoiden) oder auf anderen Krebsen (Epicariden). Bei Cymothoiden funktioniert das junge Tier erst als Männchen, es ist also proterandisch. Bei weiterem Wachstum wird es zum eierproduzierenden Weibchen, unter Rückbildung der männlichen Geschlechtsdrüse. Das ist also Hermaphroditismus, den wir funktionellen nennen, da das Individuum in beiderlei Geschlechtsrichtung funktioniert; da dies aber zuerst in männlicher Richtung geschieht, heisst er auch proterandrischer.

Solch funktioneller proterandrischer Hermaphroditismus ist auch der anfängliche Zustand bei Epicariden. Wir dürfen von ihm annehmen, dass er aus ursprünglicher Dioecie (Zweigeschlechtlichkeit) hervorging, unter Einfluss des Parasitismus. In weiterer Fortsetzung scheint dieser Einfluss aber bei Epicariden (Bopyrinen) Ursache dafür zu sein, dass von den hermaphroditisch angelegten Tieren die einen nur als Weibchen, die anderen nur als Männchen geschlechtsreif werden, somit also wieder geschlechtlich getrennt werden, selbst mit sekundären Geschlechtsmerkmalen, da die Weibchen Brutlamellen besitzen.

Noch deutlicher zeigen einen analogen Hergang die auf Haarsternen parasitierenden Myzostomiden (*Caullery* & *Mesnil* 1901). Die Arten unter ihnen, die bewegliche Parasiten sind, sind proterandrisch hermaphroditisch, wie wohl ursprünglich alle Myzostomiden, nachdem sie einmal Zwitterigkeit erworben hatten. Diese Zwitterigkeit kehrt aber stufenweise zurück zur Diöcie mit Zwergmännchen, entsprechend den folgenden Stufen vom fortschreitenden Parasitismus: 1. Fixation auf der Oberfläche des Wirtes; 2. Eingeschlossenwerden in einer Art Galle (cysticole Formen); 3. Endoparasitismus.

Auch bei den Rankenfüssern ist die merkwürdige Diöcie bei Scalpellum-Arten nach *Hoek* (1885) vermutlich erst sekundär entstanden aus einem hermaphroditischen Zustand, der beiderlei Geschlechtsstoffe zur Reife brachte, wie bei der Stammform Pollicipes und Scalpellum balanoides. Die Annahme lautet, dass aus ihnen Arten sich entwickelten, bei denen auf grossen hermaphroditischen Exemplaren andere aus demselben Gelege sassen von ursprünglich gleicher Organisation, die aber wohl infolge schlechterer Ernährung kleiner blieben und ihren weiblichen Geschlechtsapparat nicht mehr zur Entwickelung brachten. In einer weiteren Stufe entstanden dann Arten, bei denen dergleichen rückgebildete Individuen noch mehr zurückgingen, mit Ausnahme des männlichen Geschlechtsapparates. Sie konnten sich durch ihre Kleinheit innerhalb der Schalen der grossen hermaphroditischen Individuen verbergen. Endlich wurden letztere zu Weibchen, auf denen also jetzt die kleinen, kurzlebigen „komplementären Männchen“ hausen.

Nicht gering ist die Zahl zufällig zwitteriger Individuen unter den Insecten. Meist erscheinen sie als halbseitige Zwitter oder Gynandromorphen, bei denen die eine Körperhälfte, auch in sekundären Geschlechtsmerkmalen, das eine Geschlecht, die andere Körperhälfte das andere Geschlecht zur Schau trägt. Auch von Vögeln sind solche Fälle beschrieben. Im übrigen sind normale Zwitter unter Insecten selten und machen den Eindruck dies geworden zu sein unter dem Einfluss der Lebensweise. Es sind die Bärtierchen (Tardigrada), die langsam kriechend verborgen leben; ferner die flügellosen, im Termitenbau lebenden Fliegen, Termitoxenia, die nach *Wasmann* proterandrische Hermaphroditen sind und obendrein vollständige Imagines gebären, nicht Larven wie die Pupipara.

Hermaphroditismus macht Selbstbefruchtung (Autogamie) möglich. Sie kann ihren Nutzen haben, wenn es sich um isoliert lebende Arten handelt oder um solche, die wie manche Strudelwürmer, in zeitweise austrocknenden Gewässern leben. Selbst bei Schnecken (Zonites cellarius, Limnaea), die isoliert gehalten wurden, wurde Selbstbefruchtung wahrgenommen. Im allgemeinen wird aber im Interesse der Arterhaltung Selbstbefruchtung vermieden, was erreicht wird durch

ungleiche Reife der Geschlechtsprodukte, so dass bei Copulation das eine Individuum nur als Männchen, das andere nur als Weibchen funktionieren kann. Ist das als Männchen funktionierende das jüngere, so nennt man den Hermaphroditismus proterandrisch, im entgegengesetzten Falle protogynisch. Eine weitere Möglichkeit ist, dass bei der Copulation beide Individuen in beiderlei geschlechtlicher Richtung wirksam sind (effektiver reziproker Hermaphroditismus) wie bei vielen unserer Schnecken.

---

12. Kapitel.

Beziehungen der Tiere zueinander.

Das Verhältnis der Tiere zur belebten Umgebung[1]), zu Pflanzen also, namentlich aber zu anderen Tieren, ist — abgesehen von ihren Beziehungen zu Artgenossen — ein indifferentes, meist aber ein feindliches oder wenigstens ein schädigendes, es sei denn, dass Vergesellschaftungen eingegangen werden, die wir als Kommensalismus, Mutualismus und Symbiose kennen lernen werden. Kollision der Interessen geht allein schon daraus hervor, dass ein gewisser Wohnraum nur eine bestimmte Menge von Tieren beherbergen und ernähren kann. Störung der Sonderinteressen wird um so eher eintreten, je näher diese sich liegen. Damit ist schon gleich eine gegenseitige Beeinträchtigung selbst der Pflanzenfresser gegeben, die um so fühlbarer sein wird, je übereinstimmender die Art der Ernährung ist. Mehr noch gilt dies für Raubtiere, von denen ein bestimmtes Jagdgebiet nur eine entsprechende Zahl beherbergen kann, wollen sie die Konkurenz um den Lebensunterhalt aushalten können. Wir sehen denn auch Raubsäuger, Raubvögel, Insectenfresser stillschweigend sozusagen ein Gebiet unter sich verteilen und Eindringer verjagen. Nur unerwartete Zunahme der Beutetiere lässt Vermehrung der Zahl der Konsumenten zu, z. B. der Mäusebussarde an Orten, wo ein „Mäusejahr“ ist.

Neben diesem verborgenen Konkurrenzkampf wütet sichtbarer der Kampf zwischen Raub- und Beutetier. Von den Schutzmitteln letzterer besprachen wir schon die Verstecke, die Flucht, das Sichtotstellen, die Schutzfärbung (Mimicry); dann die Verschiedenheit der Gehäuse, die Schutzgerüche. Zahlreicher noch sind die eigentlichen Waffen, die aber vielfach daneben auch zum Angriff dienen, wie Kiefer, Gebisse, Krallen, Hörner, Geweihe in ihren Abstufungen. Ferner Borsten, Dornen, Stacheln wie bei pelagischen Larven oder am Chitinpanzer von Krebsen und Insecten, ferner das Stachelkleid verschiedener Säuger und Echinodermen, die aufrichtbaren Flossenstacheln der Fische, die bei verschiedenen durch ein Sperrgelenk festgestellt werden können u. a. m. Häufig verbindet sich mit diesen mechanischen Wehrmitteln eine, meist Ameisensäure produzierende Giftdrüse, wie im Stachel der Wespen, Hummeln, Bienen und Skorpione; in

[1]) Vergl. die lehrreiche Schrift von *K. Kraepelin*: Die Beziehungen der Tiere zueinander u. zur Pflanzenwelt. 1905 und *L. Freund*: D. sozial. Erscheinungen im Tierreich. Lotos Bd. 58. 1910.

den Kiefern von Spinnen, Skolopendren und vielen Insecten. Bei giftigen Fischen sind es Toxalbmine, die als Drüsensecret durch den Stich von Stacheln der Dorsalflosse oder des Kiemendeckels in die Wunde gebracht werden. In unserer Fauna tun dies das Petermännchen, Cottus, Scorpaena und Callionymus. Berüchtigt sind ferner die Giftstacheln der Cidariden, welche diese riffbewohnenden Seeigel gegen den Nahenden richten. Ferner sei erinnert an die Nesselkapseln, die der grossen Abteilung der Cnidaria (Nesseltiere) ihren Namen gaben. Gegen Feinde oder Beute geschleudert, lassen diese Kapseln einen Faden hervortreten, durch den Gift (Ameisensäure) in die feine Wundöffnung fliesst. Das Gift der Hautdrüsen der Amphibien besteht dann wieder aus Alkaloiden, während die Giftdrüsen der Schlangen Toxalbumin liefern, das in erster Linie zum Töten oder Lähmen der Beute dient.

Von weiter Verbreitung, und daher biologisch wichtig, sind diejenigen Beziehungen der Tiere zueinander, die auf Vergesellschaftung zweier, verschiedenen Tierarten angehörender Individuen beruhen. Früher meist als Parasitismus zusammengefasst, wissen wir jetzt, dass solche Vergesellschaftungen die verschiedensten Abstufungen aufweisen, von solchen, wobei der eine Gesellschafter zu eigenem Vorteil den anderen schädigt, bis zu solchen, wobei ihr Verhältnis ein freundschaftliches oder wenigstens für den einen ein gleichgültiges ist. Der Übergänge sind so viele, dass jede Einteilung eine künstliche bleibt. Wir werden uns bei ihrer Besprechung namentlich an *Kraepelin* und *von Graff* (1907) anschliessen.

Es ist eine bekannte Erscheinung, dass unter dem Einfluss gleicher Lebensbedingungen in einem bestimmten Bezirk nicht nur Individuen derselben Art, sondern auch solche verschiedener Arten gesellig lebend auftreten ohne sich weiter zu beeinflussen als durch Nachbarschaft und mehr oder weniger ähnliche Bedürfnisse der Ernährung und Atmung. *Möbius* (1877) hat solche Lebensgemeinschaften Biocönosen[1]) genannt und an den verschiedenen ständigen Bewohnern einer Austernbank erläutert.

Einen Schritt weiter erhalten wir die zahlreichen Fälle von Genossenschaft (Kommensalismus) zu einseitigem Nutzen des einen Genossen ohne Schädigung des anderen. Der Kommensal wird, um mit *P. J. van Beneden* (1875) zu reden, vom Wirt an dessen Tisch empfangen, um mit ihm den Fang zu teilen. Er lebt nicht auf Kosten seines Wirtes, alles was er wünscht ist eine Unterkunft und etwas von dessen Überfluss. Wir begegnen z. B. vielen Meerestieren, die, statt auf anderer Unterlage, auf Tieren sich festsetzen: so ist der Schlammboden der Bandasee meilenweit übersponnen mit dem dichten Netzwerk der Röhren des Rhizopoden Rhizammina algaeformis, das zahlreichen sessilen Tieren eine Unterlage gewährt, die ohne diese in dem Schlammboden nicht Fuss fassen könnten. Schwämme, Korallen, Mollusken bieten einander und anderen festsitzenden sowie auch vielen beweglichen Tieren eine gewünschte Unterlage. Diese Form des Kommensalismus, die nur auf Zusammenwohnen (Synökie) abzielt, hat auch in der Weise statt, dass der kleinere Genosse den grösseren als Transportmittel benutzt, einfach des Verfuhrs wegen (S. 465) oder

[1]) Vergl. hierüber *F. Dahl*, Grundzsätze u. Grundbegriffe d. biocönotisch. Forschg. Zool. Anzeiger 33. 1908, p. 349.

bei Wassertieren als Mittel zum erwünschten Ortswechsel zur Förderung der Atmung, namentlich aber des Nahrungserwerbes. Das gilt z. B. für Polypen- und Bryozoenstöcke, die sich von Krabben herumtragen lassen. Echte „Transportschmarotzer" sind der Schiffshalter (Echeneis), der sich an andere Fische, Schildkröten, Walfische und fahrende Schiffe festsaugt (S. 358), um sein Jagdgebiet auszudehnen. Hierdurch unterscheidet er sich vom Pilot (Naucrates), der sicher durch seine Gewandtheit, den Hai einfach begleitet, um von dessen Abfall zu leben. Transporttiere für Landtiere lernten wir bereits als Mittel zur Verbreitung der Arten kennen, auch solche, die den Fahrgästen angewiesen sind wie bei den Larven der Maiwürmer (S. 437).

Echte Kommensalen sind die Karpfenläuse (Arguliden), die nur von Abfallsprodukten der Haut der Fische leben. Ferner die Haarlinge (Trichodectes) und Federlinge (Philopterus) im Haar- und Federkleid der Säuger und Vögel, mit dessen Abfall sie sich ernähren. Dass sie nach dem Tode ihres Wirtes sterben, beweist nicht, dass sie Parasiten seien, sondern nur, dass sie der Lebenswärme ihres Nährtieres bedürfen, ohne letzteres zu schädigen. Andere Kommensalen suchen nur Schutz, selbst im Innern des Wirtes. Unter Fischen ist dafür Fierasfer berühmt. Er gehört zu den lichtscheuen Ophidiidae, von denen Anmodytes sich im Sande vergräbt, Lucifuga und Stygicola Höhlen bewohnen. Fierasfer aber sucht Schutz und Dunkelheit in der Kloake von Seesternen, in der Wasserlunge von Holothurien, zwischen den Kiemen von Muscheln, also in solchen Organen, die einen geregelten Wasserstrom zum Zwecke der Atmung unterhalten. Eben dieser Wasserstrom leitet den Fierasfer zum Eingang in den schutzgewährenden Raum der genannten Organe. Sein Futter sucht er ausserhalb derselben.

Schirmquallen, namentlich die Rhizostomen, die wegen ihres gelatinösen Körpers und wegen ihrer Nesselkapseln von anderen Tieren gemieden werden, bieten dem Gammariden Hyperia, sowie Jungfischen, namentlich der Makrelen und Scomberiden, sicheren Schutz. Sie begleiten die Quallen, unter deren Schirm und Arme sie sich bei nahender Gefahr flüchten. Ähnlich vergesellschaftet der pelagische Fisch Nomeus Gronovii die treibende Siphonophore Physalia. Bis zu 10 solcher Fische halten sich auf in der Einflusssphäre der gefährlichen Tentakel der Physalia, wo sie Schutz und auch wohl Abfall von getöteten Tieren finden. In aggressiverer Weise profitieren die Krabben Polydectus und Melia von den Nesselfäden der Aktinien, indem sie letztere in ihren Scheeren festhalten und mit sich herumtragen. Wenn man den Krabben die Actinien abnimmt, ergreifen sie eiligst neue. Eine ganze Anzahl Tiere nistet sich im Kanalsystem der Schwämme, verschiedene Krabben und langschwänzige Krebschen in Muscheln, die Notodelphyiden im Kiemenraum der Tunicaten. Nahrung erhalten alle diese Raum-Kommensalen aus dem beständig wechselnden Atemwasser des Wirtes und von einer Schädigung des letzteren durch den Gast lässt sich kaum reden.

Als Synöken im engeren Sinne bezeichnet *Kraepelin* die Kommensalen, die mit anderen die gleiche Wohnung benutzen. Solchen werden wir als Gästen in den Bauten von Ameisen und Termiten später noch begegnen. Häufig ist ein Borstenwurm der Wohnungsgenosse des Pagurus, der ein leeres Schneckenhaus bezogen hat. Merkwürdiger noch ist das friedliche Zusammen-

wohnen der Höhleneule (Speotyto) in den Pampas von Südamerika mit den Viscachas während eine andere Art in den Prärien Nordamerikas mit dem Präriehund unterirdische Bauten teilt. Unter den Gallwespen werden die Arten Einmieter oder Inquilinen genannt, die nicht selbst Gallen (*Houard* 1908) durch ihren Stich hervorrufen, sondern ihre Eier in den von anderen Arten erzeugten Gallen legen.

Den bisher genannten Beispielen reihen sich viele an, in denen der Wirt bereits mehr oder weniger geschädigt wird, was dann ungemerkt zum Parasitismus führt. Für die Mehrzahl der Entenmuscheln z. B. wird es gleichgültig sein, ob sie auf Treibholz oder auf einem Tierleib durchs Meer treiben. Die Arten Coronula, Conchoderma u. a. leben aber nur auf Walfischen: nicht ohne Schädigung derselben, da sie sich in deren Haut tief einbohren. Ähnliches gilt für die den Cymothoiden (S. 484) angehörende Süsswasser-Assel Ichthyoxenus, von der je ein Pärchen in einer tiefen Einstülpung der Bauchhaut von Fischen lebt, deren Leib durch diese Einmieter gewaltig ausgedehnt wird. Der auf S. 488 ge-

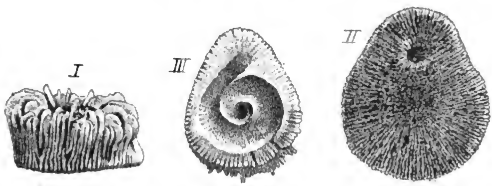


Fig. 24.

I Die solitäre Koralle Heterocyathus von der Seite, II von der Basalplatte aus gesehen. Das Loch in der Basalplatte führt in den vom sipunculiden Wurm Aspidosiphon corallicola bewohnten Spiralgang, der in III durch Wegschleifen blossgelegt ist. Er entstand dadurch, dass der Wurm ursprünglich ein kleines Schneckenhaus bewohnte, auf dem sich eine junge Koralle festgesetzt hatte, die wachsend das Schneckenhaus überwucherte. Hierdurch war der Wurm gezwungen, durch reibende Bewegung, vielleicht unterstützt durch das Secret von Hautdrüsen, den Gang offen zu halten, entsprechend dem Wachstum der Koralle. (Nach *Sluiter*.)

nannte Fierasfer kann ausnahmsweise auch Verbleib halten in der Kiemenhöhle einer Salpe, wie das bei den Jungfischen von Tetragonurus Regel zu sein scheint; beide sind dann zweifellos schädigende „Raumparasiten".

In anderen Fällen wird dem Wirt der für seine Entwickelung benötigte Raum entzogen, oder er hat Stoffe zu verausgaben, um sich vor seinem eindringenden Wohngenossen zu schützen. Dahin gehören die „Gallen" auf lebenden Korallenstöcken. In diesen sind gewisse Krebse eingeschlossen bis auf einen Spalt, der offen gehalten wird durch den starken Strom des Atemwassers, den der Krebs selbst erzeugt und der ihm auch das benötigte Futter zuführt. Vielleicht zählt hierher auch die wunderbare Genossenschaft zwischen den solitären Korallen Heterocyathus und Heteropsammia und dem Wurm Aspidosiphon (Fig. 24). Sie hebt an mit einem leeren Schneckenhaus, das der Wurm bezieht und auf dem die junge Koralle sich festsetzt. Bei weiterem Wachstum der beiden gerät das Schneckenhaus, durch Kalkablagerung seitens der Koralle, stets mehr in das Innere der Basaltplatte der Koralle. Gleiches Los trifft

auch den Wurm. Dessen Bewegungen halten aber ein Loch offen, wodurch er seinen Rüssel nach aussen zur Nahrung bringen kann. Dass auch die Koralle Nutzen aus dieser Assoziation ziehe, ist mehr als fraglich, wohl aber hat sie Kalk zu liefern für die Wohnung ihres Gastes (*Sluiter* 1902). Schädigung durch „Wohnungsparasitismus" zeigt uns auch eine Hornkoralle, auf der sich die Schnecke Rhizochilus antipathum genistet hat. Letztere erfährt wunderliche Wachstumsänderung zur festen Verankerung auf der Koralle, benachteiligt damit aber letztere.

Ähnlichen Abstufungen begegnen wir, wenn wir sehen, dass der Kommensale unschädlich bleibt so lange er vom Überfluss oder Abfall seines Wirtes sich ernährt, aber schädlich wird sobald er höhere Anforderungen an denselben stellt und endlich zum eigentlichen Nahrungsparasiten wird.

Umgekehrt kann es geschehen, dass die Genossenschaft eine solche ist, dass sie zum Vorteil beider Genossen gereicht. *P. J. van Beneden* hat das Mutualismus genannt, manche sprechen aber auch von Symbiose. Mit letzterem Worte wollte *de Bary* (1879) eine Kollektivbezeichnung einführen für jene Assoziationseinrichtungen verschiedener pflanzlicher Organismen, die als Parasitismus, Kommensalismus und Mutualismus bekannt sind. Auch in der Zoologie wird der Ausdruck in diesem weiten Sinne gebraucht, meist aber in dem engeren, dass Symbiose ein auf Gegenseitigkeit beruhendes, einander förderndes Zusammenleben sei von Organismen, die wenigstens artlich verschieden sind, und das insofern gesetzmässig ist, als ohne dasselbe die Tiere fast nicht existenzfähig sind. *v. Graff* schränkt ihn gar ein auf die Gesellschafter die sich gegenseitig in ihrem Stoffwechsel ergänzen. Letztere Art der Symbiose kennen wir nur zwischen Tier und Alge, der Einfluss der Alge beruht dabei auf dem Stoffwechsel des Chlorophylls.

Damit erhebt sich zunächst die Frage, ob es tierisches Chlorophyll gibt. Anfänglich bejaht für die grüngefärbten Tiere, wurde ihnen später selbstgebildetes Chlorophyll abgesprochen: wo es sich finde, verdanke es einzelligen Algen sein Dasein (*K. Brandt* 1882, *Bouvier* 1893). Wir finden aber selbstgebildetes Chlorophyll bei den Eugleniden unter den Protozoen. Will man sie unter die Pflanzen rechnen, so bleibt immer noch die von *Engelmann* (1883) beschriebene allerdings bisher einzig dastehende Vorticella, mit diffus grünem Farbstoff, der dem Plasma molekular verbunden war und wie Chlorophyll im Lichte zu assimilieren vermochte. Zweifelhafter ist der diffuse grüne Farbstoff von Bonellia. In allen übrigen untersuchten zahlreichen Fällen von Auftreten von Chlorophyll in Tieren, wo es nicht mit der Nahrung eingeführt ist, gehört es Algen an, meist einzelligen, sog. Zoochlorellen, die man den Palmellaceae zurechnet und bisher nicht mit Sicherheit als freilebend kennt. Sie leben innerhalb der tierischen Zelle, profitieren von den stickstoffhaltigen Stoffwechselprodukten derselben, liefern unter Einfluss des Sonnenlichtes Sauerstoff an dieselbe und verwenden ihre bei der Atmung gebildete Kohlensäure zur Bildung von Stärke, die ebenfalls dem Tiere wieder zugute kommt. Letzteres ist z. B. der Fall, wenn das Tier in solche Verhältnisse kommt, dass es aus Hunger die Zoochlorellen verzehrt.

Die Bedeutung der Symbiose liegt aber, wie gesagt, in erster Linie in der photosynthetischen Aktivität der Zoochlorellen. Sie erhellt z. B. daraus, dass *Gruber* eine mit ihnen infizierte Kolonie von Amoeba viridis, die schliesslich

nach Tausenden zählte, 10 Jahre lang in einem Glasgefäss mit 1/4 Liter Wasser Inhalt am Leben erhielt, lange Zeiträume hindurch ohne andere Ernährung als aus dem Stoffwechsel der Zoochlorellen. Auch bei einigen Strudelwürmern, von denen namentlich Convoluta roscoffensis näher studiert ist, sind die Zoochlorellen ein integrierender, für den Stoffwechsel des Tieres benötigter Genosse geworden, der seinerseits im Tier Raum, Feuchtigkeit, Kohlensäure und Stickstoff geniesst (*v. Graff* 1891). In vielen anderen Fällen (Infusorien, der grüne Wasserpolyp, Süsswasserschwämme, manche Strudelwürmer) sind die pflanzlichen Genossen den Tieren nicht unbedingt nötig, aber nützlich. Sie machen die Tiere z. B. positiv phototaktisch, treiben die beweglichen unter ihnen bei Futtermangel ins Licht, wo sie dann den Vorteil ihres Symbionten haben.

Auch bei Seetieren (Tridacna, Noctiluca) kommen „grüne Zellen" vor. Im übrigen enthalten manche derselben gelbe oder braune einzellige Algen, Zooxanthellen, welche die ernährende Rolle der Zoochlorellen spielen, wie die längst bekannten „gelben Zellen" der Radiolarien. Von diesen unterscheiden sich die von *Keeble* (1908) genau untersuchten braunen Zooxanthellen des Strudelwurms Convoluta paradoxa, die dessen Eiern noch fehlen und erst die jungen Larven infizieren. Hier vermehren sie sich schnell und sind für den Wurm unentbehrlich, da er ohne sie sich nicht entwickelt. Trotzdem verzehrt der hungernde Wurm sie. Er kann aber von neuem infiziert werden; er bleibt denn auch, falls er im Licht gehalten wird, ohne feste Nahrung am Leben: länger wenn dem filtrierten Seewasser Harnsäure zugefügt wird, da die Alge Stickstoff bedarf.

Neben der bis jetzt besprochenen intracellulären Symbiose mehren sich täglich die Beispiele der extracellulären Symbiose zwischen Schwämmen des Süsswassers, namentlich aber des Meeres, und mehrzelligen grünen, braunen und roten Algen verschiedenster Art (*Weber* 1890). Sie beeinflussen einander wechselweise im Bau, inwieweit auch im Stoffwechsel, ist unbekannt. Vielleicht ist es in den meisten Fällen nur Raumparasitismus seitens der Alge, ähnlich wie im Falle der grünen und blauen Alge, die in der Belegschicht des Haares der Faultiere lebt und diesen einen grünen Ton gibt (*A. Weber* 1887).

Zahlreich sind dann die Fälle, die unter den weiteren Begriff der Symbiose von zwei Tierarten fallen. Schwer hält es sie vom Mutualismus zu scheiden; denn das „Gesetzmässige" der symbiontischen Verbindung kann ja nur daraus erhellen, dass eben nur diese 2 Organismen sich verbinden und wenigstens der eine derselben uns als selbständig lebend unbekannt ist. Das ist allerdings der Fall bei dem von Vorderindien und Japan bekannten Fische Minous inermis, auf dem ein bestimmter Hydroidpolyp (Stylactis) lebt, den wir bisher von andersher nicht kennen, womit aber nicht gesagt ist, dass dies auch in Zukunft der Fall sein wird.

Wiederholt wurde beschrieben, wie der bis 85 mm lange indische Fisch Amphiprion percula bei Gefahr zwischen die Tentakel, ja bis in die Magenhöhle grosser Riffactinien (Discosoma) sich flüchtet, desgleichen die Jungen des indischen Fisches Premnas biaculeatus. Niemals fand ich ersteren ohne die Actinie. Er findet bei ihr Schutz und Speiseabfälle; er muss ihr aber auch von Vorteil sein, da sie ihn sonst nicht ungestraft zwischen ihren Tentakeln sich aufhalten liess. *Sluiter* (1888) meint, dass der Fisch durch seine Bewe-

gungen das Wasser oberhalb der Actinie erneuere oder durch seine auffallende Färbung ihr Beute zuführe; vielleicht reinigt er sie auch von Speiseabfällen. Auch die Vergesellschaftung verschiedener Insecten mit Ameisen und Termiten, die uns später noch beschäftigen wird, darf in obiger weiter Fassung als Symbiose gelten. Meist aber ist das Zusammenleben nur Mutualismus im engerem Sinn, da es zwar auf Gegenseitigkeit beruht, aber nicht gesetzmässig die Organismen zusammenkettet. Auf S. 408 wurden diesbezüglich schon die maskierten Krabben genannt, die sich ihren Feinden gegenüber vorteilhaft vermummen durch Schwämme, Hydroidpolypen, Bryozoen, die sie auf ihrem Rücken herumtragen.

Den genannten sessilen Tieren erwächst durch das Herumgetragenwerden nebenher der Vorteil leichteren Nahrungserwerbes. Auf dem Rücken anderer Krabben (Dromien) machen sich Schwämme so breit, dass sie dieselben schliesslich ganz überwuchern bis auf ein enges Loch, das zur Mund- und Kiemenöffnung führt. Der anfängliche Nutzen der Maskierung kann hier schliesslich zum Hungertode führen. Ähnlich mag es dem Einsiedlerkrebs ergehen, auf dessen Schneckenhaus der Schwamm Suberites domuncula sich angesiedelt hat. Fortwuchernd kann er anfänglich dem wachsenden Krebs das Gehäuse vergrössern, ihn schliesslich aber überwuchern, falls nicht als dritter im Bunde eine Actinie sich bei der Mündung des Schneckenhauses festsetzt. Sie hält diese offen, schreckt gleichzeitig mit ihren Nesselfäden Angreifer ab, geniesst selbst aber den Vorteil, durch den Pagurus herumgetragen zu werden und seine Speiseabfälle zu erhalten. Bei Wohnungswechsel des Krebses lässt die Actinie es sich denn auch gefallen von diesem ergriffen und auf das neue Haus gesetzt zu werden. Darauf beruht ja auch das oft beschriebene einfachere mutualistische Verhältnis zwischen Einsiedlerkrebsen und Actinien (Sagartia, Adamsia). In diesen Kreis von Erscheinungen gehört auch die Assoziation zwischen Einsiedlerkrebsen unserer Küsten und dem auf S. 467 genannten Hydroidpolypen Hydractinia echinata (sowie Podocoryne carnea), der rasenartig das vom Krebs bewohnte Schneckenhaus überzieht. Durch eine verkalkte Kruste, die er abscheidet, verlängert er allmählich die Mündung des Schneckenhauses und bildet dadurch einen umfangreichen accessorischen Wohnraum, der das Schneckenhaus für den wachsenden Einsiedlerkrebs länger bewohnbar macht. Letzterer trägt dafür seinerseits den Polypen herum und liefert ihm Futterabfälle (*Aurivillius* 1891).

Die früheren Beispiele der Vergesellschaftung mit einseitigem Nutzen nur für den einen Gesellschafter führten uns fast ungemerkt von Kommensalen zu Raum- und Nahrungsparasiten, damit also zu Vergesellschaftungen mit deutlicher Schädigung des einen Gesellschafters, somit zum echten Parasitismus. Dieser ist dadurch gekennzeichnet, dass der Parasit ein selbständiger Organismus ist, der zeitweilig oder dauernd auf (Ektoparasit) oder in (Entoparasit) einem bestimmten fremdartigen Organismus lebt, aus ihm oder seinen fertigen Nährsäften sich ernährt und mit dem Tode seines Wirtes zugrunde geht.

Nach dieser Definition kann man die früher genannten Zwergmännchen, die bei manchen Cirripedien und bei Epicariden auf dem Weibchen sitzen, beim Wurm Bonellia gar innerhalb der weiblichen Geschlechtswege, nicht Parasiten derselben nennen, kaum Raumparasiten. Es sind Epöken (s. u.), da sie weder imstande sind, Nahrung zu sich zu nehmen noch sonstwie das Weibchen zu schädigen.

Wenn man ferner (S. 478) die Viviparität mit einem zeitweiligen Parasitismus der folgenden Generation auf der vorhergehenden verglichen hat, so scheint uns dies ebenfalls nicht zulässig, da es sich um zwei Organismen handelt von innigster Blutsverwandtschaft. Es wäre ein Fall von Endoparasitismus — denn um solchen könnte es sich denn doch allein handeln —, bei dem der Wirt keinerlei Schädigung erfährt; bei dem der Parasit keinerlei regressive Metamorphose zeigt, wie sie sonst durch den Parasitismus hervorgerufen wird. Im Gegenteil, er produziert gar provisorische Organe (Eihäute u. dgl.). Ein Junges zu tragen ist ferner die physiologische Aufgabe der viviparen Mutter, einen Parasit zu beherbergen aber niemals eine solche, sondern eine Niete im Lebenslos.

Wir befassen uns hier nur mit tierischen Parasiten. Man nennt sie Epizoen, wenn sie ectoparasitisch auf der Oberfläche anderer Tiere schmarotzen oder in Höhlen (Mund-, Kiemen-, Nasenhöhle), die mit der Oberfläche in offener Verbindung stehen. Entozoen heissen sie, wenn sie entoparasitisch im Innern der Organe ihrer Wirte, in deren Leibeshöhlen, in derem Darm und dessen Anhangsorganen schmarotzen.

Nur ausnahmsweise ist im Lebenkreis eines Parasiten Ecto- und Entoparasitismus aneinander gekettet, wie z. B. bei der Rinderbremse (Hypoderma), die ihre Eier auf die Haut junger Rinder ablegt. Da die ausgeschlüpften Larven Jucken verursachen, werden sie aufgeleckt und kommen damit in die Speiseröhre. Sie durchbohren diese, gelangen in die Brusthöhle und aus dieser in den Wirbelkanal, wo sie lange verbleiben. Von hier dringen sie später in die Haut, verursachen eiternde Beulen, die durchbrechend die Larven befreien. Diese verpuppen sich auf dem Boden und werden wieder zu Fliegen nach dieser aktiven Wanderung im selben Wirte.

Weit häufiger tritt passive Wanderung oder Übertragung auf, sowie Wirtswechsel. Zunächst ist dies der Fall wenn die Verbindung zwischen Wirt und Parasit so lose ist, wie im temporären Parasitismus der Flöhe; oder wenn der Parasit gar nur auf dem jeweiligen Wirt solange sich aufhält wie seine Nahrungsaufnahme dauert, wie wir dies von Wanzen, Blutegeln, blutsaugenden Mücken kennen. Hier sorgt die Aktivität des Parasiten selbst für den Wechsel des Wirtes. Durch Übertragung geschieht aber der Wirtswechsel bei den zahlreichen endoparasitischen Würmern, bei denen, nach einem freien oder bereits schmarotzenden Larvenstadium, uni- und bisexuell sich fortpflanzende Generationen abwechseln. Diese bewohnen einen oder mehrere Zwischenwirte, in die sie passiv übertragen werden, bis sie schliesslich in den „Endwirt“ geraten, in welchem der geschlechtsreife Zustand erreicht wird (Saugwürmer, Bandwürmer). Andere erlangen diesen Zustand ausserhalb des Wirtes, z. B. der Rundwurm Mermis in feuchter Erde, in der er seine Eier absetzt. Die daraus entschlüpften jungen Larven bohren sich in Insectenlarven ein, wachsen in deren Leibeshöhlen heran, um später zwischen den Hinterleibsringen der erwachsenen Insecten nach aussen zu treten.

Bei diesen aktiven und passiven Wanderungen, über welche parasitologische Schriften berichten, und die reich sind an Zufälligkeiten, spielt die früher (S. 469) hervorgehobene „Vernichtungsziffer“ eine so grosse Rolle. Schliesslich sei hervorgehoben, dass Wirtswechsel selbst statthat in den seltenen Fällen von lebenslänglichem Endoparasitismus, wie bei der Trichine, bei der nicht mal das Ei,

will es zur Entwickelung gelangen, den Wirt verlässt. Umgekehrt folgt bei Läusen und Milben eine Generation der anderen auf demselben Wirt, falls nicht der Zufall sie auf einen anderen überträgt.

Kaum eine Tierart ist nicht von Parasiten heimgesucht; die eine ist aber mehr bevorzugt als die andere, der Hund z. B. durch fast 40 Parasiten. Das hängt z. T. von der Nahrung ab, da die Mehrzahl der Schmarotzer durch diese in den Wirt geraten. Daher sind die Omnivoren am reichlichsten mit Parasiten versehen, ferner die Haustiere.

In sehr verschiedenem Grade werden die Wirte durch den Parasiten affiziert. Kaum eine Schädigung verursachen z. B. die Krätzmilben, die zum Unterschied von den auf S. 488 genannten epöken Haarlingen und Federlingen sich nicht mehr mit bereits abgestossenen Oberhautzellen begnügen, sondern auch lebende angreifen. Auch die Schädigung durch Stiche von Mücken, Flöhen, Wanzen u. a. ist nur vorübergehend, es sei denn, dass sie dadurch nebenher Endoparasiten übertragen. Daneben gibt es aber auch saugende Ectoparasiten die ihr Wohntier bis zum Tode aussaugen. Die Schlupfwespe Paniscus cephalotes z. B. legt ihre Eier auf die Haut der Raupe des Gabelschwanzes. Aus dem Ei geschlüpft, saugen die Larven allmählich die Raupe aus, bis häufig nur ihre leere Haut übrig bleibt. Ähnlich ergeht es Spinnen (Epeira, Lycosa), auf deren Cephalothorax die Larve der Schlupfwespe Polysphincta ihr tödliches Sauggeschäft ausübt.

Harmlos sind auch manche Endoparasiten, die, wie manche Darmprotozoen, sich mit ihrem geringen Bedürfnis an Nährsäften begnügen und höchstens durch massenweises Auftreten schädlich werden (Amoeba coli, Balantidium coli u. a.). Nützlich selbst sind die im Pansen des Rindes lebenden zahlreichen Infusorienarten, insofern sie sich an der mechanischen Maceration der verzehrten Pflanzenteile beteiligen. Die Schädigung die der Wirt seitens anderer Endoparasiten erfährt, ist aber bekannt genug von der Trichinose und den zahlreichen infektiösen Krankheiten.

Daneben kann der Parasit Deformierung seines Wirtes hervorrufen, wie die oben genannten Larvenbeulen der Rinderbremse oder wie die Vorwölbung der Kiemenhöhle langschwänziger Dekapoden, in der ein Schmarotzerkrebs haust. So sind der Deformierungen und Schädigungen mehr, auch solche wie der grausame Tod, den Insecten erleiden, in welche Schlupfwespen und -Fliegen ihre Eier legten. Sie werden von den ausgeschlüpften Larven von innen aufgefressen, ähnlich wie Fische, in die eine der Inger-Arten (Myxinidae) von aussen sich eingebohrt hat, um bei lebendem Leibe alle Weichteile des Fisches bis auf die Haut reibend zu verzehren.

Eine Schädigung ganz besonderer Art ist die von *Giard* (1887) mit Recht parasitäre Kastration benannte, da es sich um mehr oder weniger vollständige Rückbildung der Geschlechtsorgane des Wirtes handelt, unter Einfluss des Parasiten, ohne dass der übrige Wuchs darunter leidet. Wohl aber werden bei Crustaceen gleichzeitig die sekundären Geschlechtscharaktere in der Weise affiziert, dass die des einen Geschlechtes bei dem anderen mehr oder weniger hervortreten (S. 52). So nimmt das Abdomen der männlichen Krabben durch die Kastration seitens parasitischer Crustaceen einigermaassen die Form des weiblichen Abdomens an (Fig. 25). Mehr oder weniger vollständige Kastration ist

z. B. auch bei Hummeln, die durch Stylops infiziert waren, beobachtet worden. Durch parasitische Würmer verursachte Sterilität wurde ferner von Fischen beschrieben.

Unendlich mannigfaltiger ist der Einfluss parasitischer Lebensweise auf den Parasiten selbst. Es wurde schon (S. 361) dargelegt, wie teils durch Raumbeschränkung, teils durch die aus dem Parasitismus hervorgehende Sessilität der ursprünglich bilateral-symmetrische Körper asymmetrisch und schliesslich ganz verformt wird. Bei Insecten können infolge des Parasitismus die Flügel verloren gehen, bei Krebsen die Gliederung und die Gliedmassen; beissende Mundteile ändern sich in saugende, die, tief in den Wirt eingebohrt, zu Saugröhren werden zur Aufnahme der Nährkräfte des Wirtes. Die Rhizocephala haben hierfür ein eigenes, verästeltes Organ und sind im übrigen selbst fast zu einem Organ zur Aufnahme von Nährsäften und Produktion von Eiern degradiert, dessen wahre Natur dunkel blieb, wenn die Larven nicht die Krebsnatur verrieten. Ähnlich verhält es sich mit der auf S. 361 genannten, in Holothurien schmarotzenden Schnecke Entoconcha oder mit dem Rundwurm Sphaerularia bombi. Bei letzterem kriechen die Weibchen, nach der Begattung in der Erde, in überwinternde Hummelweibchen. Hier wächst ihr Eierstock derart heran, dass er sich samt den übrigen Geschlechtsorganen aus der Geschlechtsöffnung nach aussen stülpt und schliesslich solchen Umfang erlangt, dass er um das 20 fache den eigentlichen Wurm übertrifft, der dann als kleines Gebilde dem Eierstock anhängt.

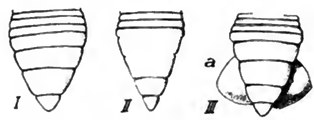


Fig. 25.

Normaler Hinterleib I von einem Weibchen, II von einem Männchen von Carcinus maenas; III Hinterleib von einem durch die parasitierende Sacculina (a) kastrierten Männchen, der sich dem des Weibchens nähert. (Nach *J. Bonnier.*)

Es ist begreiflich, dass solche regressive Metamorphosen, aber selbst bereits geringere Umbildungen und Anpassungen an den Parasitismus bei Tieren mit zunehmender Höhe und Komplikation der Organisation, eben wegen dieser Organisation, unausführbar werden. Es nimmt also dementsprechend die Fähigkeit zum Schmarotzen mit der Entwicklungshöhe (S. 334) der Tiere ab. Wir sehen denn auch, dass Mollusken nur wenige Schmarotzer liefern und dass sie unter den höchsten derselben, den Cephalopoden, ganz fehlen. Wir sehen ferner, dass unter Wirbeltieren einzig die Fische, und zwar nur die allerniedrigsten derselben, die Rundmäuler, Schmarotzer aufweisen. Mit der Höhe ihrer spezifischen Organisation mag es zusammenhängen, dass Schmarotzer auch dem Stamm der Stachelhäuter fehlen. Daneben bleibt es aber bemerkenswert, dass sie den strahlig gebauten Tieren überhaupt fehlen, also auch den Coelenteraten, unter denen wohl nur das Planulastadium von Polypodium ambulans als Parasit in Sterleteiern bekannt ist.

Die bisher besprochenen Vergesellschaftungen waren solche zwischen zwei Individuen verschiedener Art, jetzt gilt es Besprechung solcher derselben Art. Ausser Betracht bleiben die Tierstöcke oder Kolonien (*Perrier* 1881), die wir auf S. 467 als durch unvollständige Teilung oder Knospung entstanden kennen

lernten. Ebensowenig gehören hierher die, uneigentlich ebenfalls Kolonien genannten, losen Vereinigungen von Artgenossen, die infolge Gleichheit der Lebensbedingungen denselben Ort bewohnen. So überziehen Seepocken, Miesmuscheln „gesellig“ Pfähle und Steine, fühlen von dieser „Geselligkeit“ aber nichts; kein Trieb führt sie zusammen, nicht mal der mächtigste der Fortpflanzung; rein äussere Faktoren tun dies.

Vergesellschaftung kann es ferner kaum genannt werden, wenn reichliche Nahrung örtlich zahlreiche Individuen einer Art vereinigt und zeitweise zusammenhält oder wenn Nahrungsmangel andere zu gemeinschaftlicher Wanderung zwingt, die beim Heerwurm, den Wanderheuschrecken, bei Lemmingen, Mäusen u. a. in geschlossenen Scharen ausgeführt werden, zwar ohne eigentliche Leitung und unorganisiert aber schon unter dem Triebe der Geselligkeit. Er hält auch die geschlossenen Kolonien der Aalbrut auf ihrem Wege aus der Tiefe des Ozeans zu den Flussmündungen zusammen. Periodisch ruft ferner der Geschlechtstrieb, das Suchen von Laichplätzen, Ansammlung einer Tierart hervor, wie die Schwärme laichreifer Fische.

Von höherem Interesse schon sind die anfänglich noch losen, fast zufälligen Vergesellschaftungen von unter denselben Verhältnissen lebenden Tieren, die einander nicht zu fürchten brauchen, wohl aber dieselben Feinde haben. Sie beruhen bereits auf Gegenseitigkeit, wie schon *Espinas* (1879) und *Girod* (1901) darlegten und wie wir durch einzelne Beispiele erläutern wollen. So lässt der Warnungsruf des Vogels seine Artgenossen vor dem nahenden Feinde auf der Hut sein. Die Wachsamkeit des einen Vogels kommt den anderen zugute; sie werden damit beständig aufeinander achten; die Nähe der Artgenossen wird ihnen ein Gefühl der Sicherheit geben, das Getrenntsein von ihnen ein Gefühl des Unbehagens. Ganz ausserhalb der sexuellen Beziehungen liegen hierin also primitive Gefühlsmitteilungen vor, die eine soziale Färbung haben, da sie von den Genossen begriffen und erwidert werden. So braucht am schönen Sommerabend der Frosch nicht lange solo zu musizieren, bald begleiten ihn seine Kollegen im selben Teiche. In einer Reihe von Kranicharten eines zoologischen Gartens braucht nur einer seine schmetternde Stimme zu erheben, alsbald findet er bei den andern Widerhall. Und wenn der Brüllaffe oder der Siamang seine Stentorstimme erhebt, so bereitet diese Darstellung nicht nur ihm, sondern auch den Stammgenossen Freude und lässt sie alsbald einfallen, um sich gegenseitig zur höchsten Tonleistung anzufeuern. Ähnlich findet der Hund am stillen Abend in weitem Umkreis rasch Antwort auf sein Gebelle: eine Erinnerung an die soziale Gefühlsmitteilung aus der Zeit, als er noch nicht im Frohne des Menschen stand, sondern in Rudeln lebte.

Das ist eine erste Stufe der G e g e n s e i t i g k e i t, deren Bedeutung uns auch einleuchtet, wenn wir an den nächtlichen Wanderzug unserer kleinen Sänger denken, die beständiger Lockruf zusammenhält. Bei ihrem Zuge muss einer — wenn auch nur kurz — die Leitung haben. So ist es auch mit anderen, nur lose verbundenen Gesellschaften. In einem Schwarm, z. B. von Wildtauben oder Krähen, sieht eine zuerst die Gefahr, sie fliegt weg, die übrigen folgen ihrer Initative, fortgerissen von ihrer Bewegung, vielleicht ohne Kenntnisnahme des Warum.

Organisiert wird erst die Vergesellschaftung, wenn an Stelle der gleichwertigen Beziehungen zueinander der individuelle Unterschied in sein Recht tritt, dass der eine Genosse durch seine Anlage, durch seine Fähigkeit bevorzugt ist vor den anderen. Ist er der Wachsamere, der Stärkere, der Überlegenere, so werden die andern auf ihn achten, ihm folgen, ihm sich unterordnen. Er tritt in den Genuss der Leitung, der Herrschaft, was offenbar ein Gefühl der Befriedigung gibt. Selbst friedfertige Kühe, die zum ersten Male auf die gemeinschaftliche Weide kommen, führen einen, meist ganz unblutigen Kampf um die Herrschaft, aus dem eine als Siegerin hervorgeht, wonach weiterhin Frieden herrscht. Auf Herrschaft und Unterordnung beruht es, dass der Hund die Schafe hütet; beruhen die Verbände der Heerdentiere unter Vögeln und Säugern; beruht die Domestikation, deren daher gerade die Tiere fähig sind, die verstehen, sich unterzuordnen.

Es ist aber nicht stets das Auftreten einer führenden Persönlichkeit die Basis der organisierten Vergesellschaftungen. Die Insectenstaaten, die sie in höchster Vollkommenheit zeigen, sind ja ohne eine solche. Die Insectenstaaten beruhen auf einer Verteilung der Arbeit und der Aufgaben mit entsprechender körperlicher Differenzierung.

Sie finden sich bei Termiten, Wespen, Hummeln, der Honigbiene und den Ameisen. Sie sind ausgezeichnet durch Kollektivtätigkeit, die über verschiedene Kasten oder Stände derart verteilt ist, dass sie zu extremer Einseitigkeit und schliesslich absoluter Abhängigkeit des einen vom anderen führt. Diese sog. Tierstaaten, deren Bürger nach Millionen zählen können, bestehen aus Fortpflanzungstieren und Arbeitstieren. Letztere sind entweder unbefruchtete Weibchen (Wespen und Hummeln) oder sterile, deren Geschlechtsorgane in ihrer Entwickelung gehemmt sind, die aber im übrigen — zum Unterschied von Jugendzuständen — Spezialisierung und Anpassung anderer Organe an ihre jeweilige Tätigkeit aufweisen. Das ist namentlich der Fall bei Ameisen und Termiten, bei denen die Arbeiter flügellos sind. Wie bei den übrigen sozialen Insecten fällt ihnen der Bau des Nestes, die Sorge für die Eier und Larven und das Füttern derselben, sowie der Fortpflanzungstiere zu. Ameisen und namentlich Termiten haben neben diesen Arbeitern noch eine zweite Kaste von Geschlechtslosen, die Soldaten, mit grossem Kopf und meist starken Kiefern, denen der Wachdienst, die Verteidigung des Nestes, die Kontrolle, Aufmunterung und Überwachung der Arbeiter obliegt. Sie können selbst wieder innerhalb einer Gesellschaft in verschiedener Form und Grösse auftreten. Erinnert man sich ferner im Termitenstaat der Jugendstadien von eben ausgeschlüpften Larven bis zu den fast erwachsenen Nymphen mit Flügelstummeln, so hat man eine Vorstellung vom Polymorphismus eines solchen Gemeinwesens.

Die Fortpflanzungstiere sind, wenigstens anfänglich, geflügelt und dadurch befähigt, ein bestehendes Gemeinwesen zu verlassen und ein neues zu gründen. Dies geht von den Weibchen aus, wie eine flüchtige Charakterisierung der verschiedenen „Staatenbildungen“ zeigen wird.

Bei Wespen und Hummeln Mitteleuropas, deren Nester und Gesellschaften ein Jahr nicht überdauern, überwintert einzig das im Spätsommer befruchtete Weibchen. Es fängt im Frühjahr mit dem Bau eines neuen Nestes an, legt die ersten Eier hinein und wird damit Stifterin eines neuen Gemeinwesens und dessen „Königin“, da alsbald die ausgeschlüpften Larven, die sie noch selbst

fütterte, zu Arbeiterinnen heranwachsen. Diese nehmen ihr jetzt alle Arbeit ab mit Ausnahme des Eierlegens, das ihr Prärogativ bleibt und dem sie sich so ausschliesslich widmet, dass sie das Nest nicht mehr verlässt und gefüttert werden muss. Damit erreicht das von den Arbeiterinnen eifrigst ausgebaute Nest das Maximum seiner Bevölkerungszahl. Jetzt entstehen auch geschlechtsreif werdende Weibchen, die zukünftigen Königinnen, sowie auch Männchen; letztere aus unbefruchteten Eiern. Sie können aber auch aus Arbeiterinnen entstehen, die sich körperlich der Königin nähern, und parthenogenetisch Eier legen.

Der Bienenstaat unterscheidet sich hiervon wesentlich nur durch die weit zahlreichere Bürgerschaft, deren Gemeinwesen nicht einjährig ist, sondern ausdauert, da die einmal befruchtete Königin mehrere Jahre im Stocke überdauert. Ferner dadurch, dass den Königinnen der Brutpflegeinstinkt ganz abhanden gekommen ist. Die neugeborenen Königinnen nämlich copulieren im Hochzeitsflug mit den Männchen (Drohnen), die nur zu gewisser Zeit zu kurzem Leben auftreten. Sie stiften mit einer Anzahl auswandernder Arbeiterinnen des Mutterstaates einen neuen Staat, in welchem aber die Arbeiterinnen alle Arbeit, auch die Brutpflege, verrichten, die Königin von Anfang an ausschliesslich Eier legt und sich niemals um die Brut bekümmert.

Im Grunde genommen ist der Hergang bei den Ameisen wie bei den Wespen, nur ist die Königin eines bestehenden Nestes, die sich 10 Jahre oder mehr ausschliesslich dem Eierlegen widmet, flügellos. Sie begann ihr Leben aber damit, dass sie, noch mit Flügeln versehen, an einem schönen Sommertage mit Hunderten ihresgleichen und mit nicht minder zahlreichen, ebenfalls geflügelten Männchen zum Hochzeitsflug in die Lüfte sich erhob: einen Schwarm bildend, der häufig mit benachbarten Schwärmen sich vermengt und damit der Inzucht entgegenwirkt. In der Luft hat also Begattung statt, wonach die Männchen sterben. Die Weibchen können aber entweder in das eigene Nest zurückgeraten und dort die Funktion der eierlegenden Königin übernehmen — denn es können mehrere in einem Neste sein — oder sie werden Gründerin eines neuen Volkes, indem sie den Anfang zu einem neuen Neste machen. Sie belegen dasselbe mit Eiern, füttern die ausgeschlüpften Larven und ziehen dieselben zu Arbeitern gross, die jetzt die Arbeit der Königin übernehmen, so dass diese weiterhin gehegt und gefüttert, vielfach nur mehr Eier zu legen braucht.

Zahlreiche ausgezeichnete Schriften [1]) berichten über die Lebensweise und psychischen Fähigkeiten der Ameisen; uns interessiert besonders, dass auch hier wieder der Anfang eine vaterlose Familie ist, welche die Mutter gründete. Sobald aber ihre erstgeborenen Kinder, denen sie noch selbst alle Sorge und Brutpflege zuwandte, fertige Arbeiter geworden sind, tritt die Teilung der Arbeit der Mutter in der Art ein, dass letztere ihren Brutpflegeinstinkt verliert und nur die eingeschränkte, einseitige geschlechtliche Funktion behält. Alle übrigen Pflichten und Arbeiten aber überlässt sie von jetzt ab den Arbeiterinnen und zwar in dem Maasse, dass sie selbst in ihrer Ernährung von diesen abhängig wird. Dadurch ist zwar ein wunderbares harmonisches Zusammenwirken erzielt, aber nichts was, wie *Espinas* richtig bemerkt, mit irgend einer Staatsform vergleichbar wäre. Die Arbeiterinnen sind nicht die Untertanen der Königin, ebensowenig wie diese

[1]) *Escherich* 1906, 1909; *A. Forel* 1874; *Lubbock* 1883; *Wasmann* 1908 u. a.

irgendwelche Herrschaft ausübt. Sie hat in ersteren nur ihre selbstlosen Gehilfen, die, wenn das Gemeinwesen es verlangt, selbst Mutter werden können. Bei Bienen und Ameisen haben diese „mütterlichen Gesellschaften“ dies Besondere, dass sie die Mutterschaft einer Königin überdauern, dass sie die Besonderheit eines Nestes, eines Volkes von einer Generation auf die andere übertragen. Die Kontinuität seines „Kollektivbewusstseins“ ist damit versichert. Dasselbe lässt unter persönlicher Initiative des Einzelnen Gemeinschaftliches ausführen. Die Gesellschaft wird zu einer Einheit, deren Glieder sich am Nestgeruch erkennen und sich freundschaftlich gesinnt sind. Ihre Solidarität spricht sich auch aus in ihrer Feindschaft gegen andere Einheiten, selbst wenn diese eine Kolonie des ursprünglichen Mutterstaates sind.

Der mütterliche Charakter der Vergesellschaftungen der sozialen Hymenoptera, in denen die Männchen nur eine ganz vorübergehende, rein physiologische Rolle zu spielen haben, im übrigen aber für das Gemeinwesen ganz ohne Bedeutung sind, erleidet auch bei Termiten keine Änderung, trotzdem hier neben der Königin bleibend ein König auftritt, da erstere wiederholte Befruchtung benötigt. Dieser sog. König kann sich nach dem Ausflug aus dem Nest selbst an der Gründung eines neuen beteiligen. Ist dessen Einrichtung aber einmal im Gang, so sinkt er weiterhin zu der Funktion seiner Gemahlin herab, widmet sich ausschliesslich der Fortpflanzung und muss gefüttert werden, um am Leben zu bleiben. Zu solch maschinenhaftem Bestehen degradiert allerdings die Königin nur, wenn ungeheure Anforderungen an ihre Eiproduktion gestellt werden (S. 469). Sind diese geringer, wie in kleineren Termitenbauten mit weniger komplizierter Gemeinschaft, so beteiligt sich auch die Königin zeitlebens an der gemeinsamen Arbeit.

Die mehrgenannten Nester sind der feste Wohnsitz der sozialen Insecten, der ausnahmsweise über mehrere verbundene Nester sich ausdehnt, wie bei manchen Ameisen, wenn die Bevölkerungszahl des ursprünglichen Nestes zu gross wird. Bei Ameisen bestehen die Nester am häufigsten aus unregelmässigen Gängen und Kammern in der Erde, unter Steinen oder Gras oder unter selbstaufgeworfenen Hügeln von Erde und Pflanzenteilen. Andere werden in Holz eingegraben oder sind in Ritzen und Vertiefungen aufgebaut aus dünnen Wänden von Erde und zernagtem Holz mit Speichel vermengt. Letztere erinnern an die Nester der sozialen Wespen aus zerkautem Holz oder Rindenfasern. Stets hängen dieselben, die unterirdischen z. B. an einer Wurzel; ihre Waben sind horizontal mit abwärts gerichteter Öffnung der Zellen. Diese Zellen sind bei Hummeln unregelmässig, bei den Honigbienen dagegen regelmässig sechseckig und jederseits auf den vertikal orientierten Waben angebracht. Hummeln und Bienen verwenden zu deren Anfertigung selbstgefertigtes Wachs und bringen ihr Nest in geschlossenem ober- oder unterirdischen Raume an, für dessen Ventilation eifrigst Sorge getragen wird.

Die grossartigsten Bauten führen die Termiten auf. Je nach der Art sind ihre Nester ober- oder unterirdisch. Bei der einen Art sind sie nicht scharf abgegrenzt von der Umgebung und ohne Regelmaass in den Kammern und Gängen; bei anderen sind um die centrale Zelle für das königliche Paar schichtenweise die Kammern für die Eier und Jungen und für die weiteren Bewohner gebaut. Das Material ist Erde, die durch beigemengten Speichel grosse Härte erlangt. Da-

neben werden von manchen Termiten auch Holzpartikel verwandt zu turmförmigen Nestern, die bis 6 Meter hoch werden können. Wieder andere bestehen aus Holzpartikeln, die durch das Secret von Speichel- oder Darmdrüsen zu einer Art Karton verarbeitet sind. Auffallend sind die seitlich zusammengedrückten hohen Kompassnester, die ihre Schmalseiten nach Nord und Süd kehren, ihre Breitseiten nach Ost und West. Eine ähnliche Orientierung zeigen die bereits durch *Huber* (1810) als „boussole du montagnard" bezeichneten Ameisennester von Lasius flavus der Alpen. Ovoid von Form läuft ihre längste Achse von Ost nach West und sind sie gegen Osten am steilsten, wodurch bessere Besonnung der Puppen erzielt wird (*Tissot* 1907).

Entsprechend dem festen, selbstgebauten Wohnsitz ist allgemein bei sozialen Hymenoptera ein „Nationalgefühl" entwickelt, das sich in gegenseitiger Hilfeleistung und Feindseligkeit gegen die Insassen anderer Nester äussert, auch wenn sie derselben Art angehören. Demgegenüber soll bei vielen Termiten ein „Speciesgefühl" bestehen, wonach sie Individuen derselben Art, aber aus anderen Nestern, aufnehmen. Es können bei Ameisen Völker von Arten, die sich auch in Grösse unterscheiden, im selben Neste nebeneinander wohnen, die kleinen z. B. in den Zwischenwänden des Nestes der grösseren. Das ist dann aber ein Verhältnis, das *Forel* etwa mit dem der Mäuse in unseren Wohnungen vergleicht.

Ganz anderen Wesens sind die sog. gemischten Kolonien, in denen sich zwei Ameisenarten zu gemeinsamer Arbeit verbinden. Sie kommen durch Dulosis zustande. Mit diesem Namen hat *Wasmann* die Erscheinung belegt, dass eine Art die Larven und die Puppen von Arbeiterinnen einer anderen Art raubt und grosszieht zu sog. „Sklaven", die tatsächlich aber im fremden Neste wie echte Insassen sich gebärden und wahre Hilfsameisen werden. Sie werden noch bedeutungsvoller bei solchen sklavenhaltenden (dulotischen) Ameisen, die selbst keine Arbeiterinnen hervorbringen. Sie sind endlich unumgänglich nötig in den merkwürdigen Fällen, dass die Raubameisen ihre eigene Fütterung nicht besorgen können und wie Parasiten abhängig sind von den Geraubten. Auch kann eine Königin allein als Räuberin in das Nest einer anderen Art eindringen, sich dessen Bevölkerung dienstbar machen, oder aber sie wird von dieser adoptiert und nimmt mehr den Charakter eines Parasiten an.

So sind der Verhältnisse mehr; z. T. haben sie den Charakter einer sozialen Symbiose von verschiedenen Termitengesellschaften oder von verschiedenen Ameisengesellschaften zueinander.

Ausserdem besteht aber auch Vergesellschaftung von Termiten oder von Ameisen mit sog. termitophilen oder myrmecophilen Insecten, von denen bereits weit über 1000 bekannt sind, namentlich unter Käfern. Die Ecto- und Entoparasiten unter ihnen bedürfen keiner weiteren Besprechung, auch kaum die zahlreichen Synöken oder endlich die indifferenten, von ihren Wirten geduldeten Einmieter, die, wie viele Asseln, Käfer und ihre Larven, Spinnen u. a. von den Abfällen des Nestes leben. Manche vergreifen sich aber auch an den Vorräten des Nestes. Damit werden sie schädliche, vergebens verfolgte Einmieter oder Synechtren im Sinne *Wasmanns*. Hierher zählen die die Ameisenbrut fressenden Raubkäfer und Tiere, wie die Larven der Wachsmotte, welche die Waben des Bienenstockes fressen.

Ohne Analogie bei anderen Tieren ist das seit langem bekannte freundliche Verhalten der Ameisen zu Blattläusen, deren zuckerhaltige Exkremente sie fressen und die sie daher draussen aufsuchen oder wie Haustiere im Neste halten. Wohl eine Spezialisierung ihres Brutpflegeinstinktes ist es, dass manche Lasius-Arten im Herbste die Eier bestimmter Blattläuse ins Nest tragen und im Frühjahr die inzwischen ausgeschlüpften Larven wieder nach draussen bringen auf ihre Nährpflanzen. Von den solchergestalt grossgezüchteten Blattläusen ziehen dann weiterhin die Ameisen wieder Nutzen. Ähnlich werden Schildläuse und die Schmetterlingsraupen der Lycaeniden als „Melkvieh" behandelt, deren Excrete eine Nahrungsquelle sind für die Ameisen.

Wasmann (1903) nennt dies Verhältnis daher Trophobiose im Gegensatz zur Symphylie, die wohl auf dem Boden des gleichen Instinktes erwuchs. Er bezeichnet damit das symbiontische Gastverhältnis zwischen Ameisen oder Termiten und einer Anzahl Insecten, denen sie gastliche Pflege zukommen lassen, indem sie dieselben füttern, bei Gefahr in Sicherheit bringen,

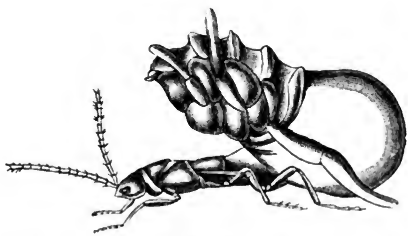


Fig. 26.

Der Käfer Spirachtha, ein termitophiler Staphyline mit hochgradiger Physogastrie. (Nach *Schrödter.*)

häufig auch ihre Larven hüten und grossziehen. Stets werden sie von ihren Wirten beleckt und zwar „eines die Geschmacksnerven derselben reizenden, flüchtigen Exsudates wegen", das Hautdrüsen entströmt. Das Gastverhältnis beruht also auf Gegenseitigkeit und führte zu gewissen Anpassungscharakteren der Gäste. Zunächst zur weiteren Ausbildung besagter Hautdrüsen und besonderer Gruben oder Haargebilde, an denen es zutage tritt. Die Fütterung seitens der Wirte, zu der die Gäste ihre Wirte durch Beklopfen mit den Tastern auffordern, führte ferner zur Umbildung der Mundteile der gefütterten Gäste. Diese Art der Ernährung führt endlich zum auffälligsten Symphylenmerkmal, zu der sog. Physogastrie der Gäste, d. h. einer bei manchen Arten monströsen Auftreibung des Hinterleibes durch Hypertrophie, namentlich des Fettkörpers (Fig. 26).

Die Beschaffung der Nahrung für Gemeinwesen wie die besprochenen fordert viel Sorge und Arbeit. Diese fällt bei den Ameisen, wo ja die Arbeiter nicht nur die Larven, sondern auch sich untereinander füttern, meist bestimmten Individuen zu. Während die anderen sich dem Nestbau und der Brutpflege

widmen, schleppen die Fütterer ganze oder zerstückelte Tierleichen herbei, gehen auf die Jagd, zuweilen in ungeheuren Kolonnen, wie die gefürchteten Wander- oder Treiberameisen (Dorylinen), vor derem Zuge selbst der Mensch seine Wohnungen räumt. Andere füllen ihren Kropf mit Exkrementen von Blattläusen, Honig u. dgl. um durch Erbrechen ihren Nestgenossen davon mitzuteilen. Auch Termiten üben diese Futterabgabe, daneben aber auch die durch Defäkation, wobei entweder die frischen Fäzes oder die getrockneten gefressen werden. Wieder andere Arten speichern Vorräte von Pflanzensamen auf; auch halten manche Ameisen in ihrem Nest Wurzelläuse, ihrer nährhaften Exkremente wegen, also gewissermassen als „Melkvieh". Dann gibt es Ameisen, die, ähnlich wie die Termiten, Pilzgärten in ihren Nestern anlegen, indem sie pflanzlichen Detritus oder abgeschnittene und darauf zerkaute Blätter zu einer spongiösen Masse vereinigen, auf der sie Mycelien von Pilzen züchten, deren kugelige Köpfchen zur Nahrung dienen. Die Bienen legen ebenfalls Wintervorräte von Honig in besonderen Zellen an. Sie ziehen die Königinnenlarven in unregelmässigen, weit grösseren Zellen als die der Arbeiterinnen mit Königinnenfutter gross.

Diese nur angedeuteten, z. T. komplizierten Handlungen der sozialen Insecten fallen unter den Begriff des Instinktes[1]), wie schon ihre gleichartige Ausführung bei sämtlichen Mitgliedern eines Nestes lehrt. Teilweise sind es reflektorische Bewegungen, die Handlungen erzielen, nützlich für das Individuum oder das Wohl des Gemeinwesens. Viele derselben gehen über in instinktive Handlungen, die wir als ererbte, angeborene bezeichnen müssen, da sie bei erster Gelegenheit ohne Übung und Erfahrung, ohne Motivierung durch die Vorstellung eines Zweckes, vollkommen ausgeführt werden. So wenn die reifgewordenen Geschlechtsprodukte die männlichen und weiblichen Ameisen zum Hochzeitsflug in die Luft treiben und darauf die befruchtete Königin einen geeigneten Ort auswählt, um dort mit nie gelernter Kunstfertigkeit ihr Nest anzulegen. Weiterhin übernehmen die darin geborenen Arbeiterinnen ihre Tätigkeit und bringen die Instinkte des Nestbaues, des Nahrungssammelns, der Brutpflege zur höchsten Ausbildung. Sie sind aber imstande diese phyletisch fixierten Instinkte nach Umständen zu modifizieren, ihre fast zwangsweise Betätigung zeitweilig zu unterdrücken oder in neu kombinierte Handlungen umzusetzen dank. ihrer Organisation und dem Grade der Ausbildung ihres Nervensystemes. Es entpricht ja nach *Forel* die stufenweise Verschiedenheit von Instinkt und Intelligenz bei den stupiden Männchen einerseits, deren Tätigkeit sich auf den Hochzeitsflug beschränkt, und bei den Weibchen und Arbeitern mit ihren vielseitigen sozialen Handlungen andererseits, auffällig der geringen Ausbildung des Gehirns bei den Männchen und der Komplikation des Gehirns bei den Weibchen und Arbeitern.

Das Eintragen der Nahrung für das Gemeinwesen fordert ein hervorragendes Orientierungsvermögen. Nach *A. Forel* (1901) beruht es bei Ameisen auf einem topochemischen Geruchssinn in den Fühlhörnern, der den Raum und die Form seiner Gegenstände mittelst des Geruches erkennen und unterscheiden lässt. Die durch ihn aufgenommenen Eindrücke bleiben im Gedächtnis

[1]) Vergl. *H. E. Ziegler* (1907), *Lloyd Morgan* (1909), *R. Minkiewicz* (1909).

bewahrt. Die Bienen und Hummeln, welche Farben, wenn auch anders wie wir, und Gegenstände, wenn auch nur schwach konturiert, im Raume erkennen, orientieren sich dagegen im Fluge durch Gesichtsbilder, die sie durch Wiederholung des Fluges in stets zunehmender Entfernung vom Neste allmählich sich einprägen, und die sie mit Wahrnehmungen des Geruchs und Geschmackes zu Raumbildern kombinieren. So schliesst sich anpassungsfähige, centrale Nerventätigkeit des Individuums an die allen gemeinsamen Instinkte an.

Der vielgebrauchte Begriff Instinkt liefert der Definition grosse Schwierigkeiten. Ihn als Vererbung von Gewohnheitstätigkeiten der Vorfahren zu bezeichnen, genügt nicht. Wenn wir auf voriger Seite eine einfache reflektorische Bewegung von instinktiver Handlung unterschieden, so wollten wir damit *H. Spencers* Definition, dass der Instinkt ein zusammengesetzter Reflex sei, nicht entgegentreten. Diese Definition wird aber wohl mit *R. Minkiewicz* dahin auszudehnen sein, dass es sich dabei um eine Reihe organisch derart miteinander verbundener Reflexe handele, dass die Hervorrufung eines derselben die Auslösung des darauffolgenden verursache, insoweit die Umgebung und die inneren Zustände des Organismus dies gestatten.

Wir haben die Insectenstaaten mütterliche Gesellschaften genannt, da die Stammutter ihr Ausgangspunkt ist, und diese oder ihre Vertreterinnen Centrum der Gesellschaft bleiben. Ihr Ursprung ist also der eines Familienverbandes, aber eines unvollständigen, da ihm — abgesehen von den Termiten — der Vater fehlt, der nur eine ganz vorübergehende, einflusslose Erscheinung ist.

Das Männchen tritt erst bei höheren Tierformen in den Familienverband ein. Allerdings nimmt es bereits bei den Asselspinnen (Pycnogoniden) die Sorge für die Eier auf sich, hilft es beim Pillendreher an der Bildung der Mistpille, in welche das Ei gelegt wird; aber solche und andere Beispiele sind Ausnahmen. Auch bei Fischen, Amphibien und Reptilien verändert das Männchen durch seine Anteilnahme an der Brutpflege oder durch seine anderweitige Sorge für Eier und Junge (S. 480) kaum etwas am Familienleben. Das wird erst anders bei den Vögeln. Allerdings ist auch bei ihnen das Weibchen der Mittelpunkt der Familie, da ihm meist allein das Brutgeschäft obliegt und es bei manchen Arten nach der Begattung vom Männchen selbst verlassen wird. Meist aber ist die eheliche Verbindung der Vögel eine engere, beteiligt sich das Männchen am Nestbau, sorgt für das brütende Weibchen und hat Anteil am Grossziehen der Jungen. Damit ist ein neues Moment in den Familienverband getreten, der Eltern und Kinder zusammenhält. Sehen wir aber ab von Fällen, wie beim Rebhuhn, so dauert im übrigen dieser Familienverband bei monogamen Vögeln in der Regel doch nur bis die Jungen selbständig geworden sind. Darüber hinaus kommt es bei ihnen nur zu losen Vergesellschaftungen. Engere und dauerndere finden sich fast nur bei polygamen Vögeln, die man dann im Gegensatz zu den mütterlichen Gesellschaften der Insecten, väterliche nennen könnte, da der Vater durch seine Kraft und Wachsamkeit das führende Oberhaupt wird. Hierbei ist bei ihm wohl mehr Herrschsucht als Vaterliebe das Motiv.

Anders die Mutter. Sie sieht ihre Geschlechtsprodukte, seien es Eier oder lebendig geborene Junge. Auf diese überträgt sie, da sie Teile ihres eigenen Ich sind, einen Teil des Interesses, das sie für dasselbe hat. Solche

Gefühle kann der Vater nur hegen bei höherer geistiger Begabung oder wenn ihm die Brut von Anfang an anvertraut wird, wie bei manchen brutpflegenden Fischen.

Auch unter Säugern finden sich nur bei den polygamen Arten Vergesellschaftungen, die länger dauern als die Pflege der Jungen eines Wurfes, und welche die Charaktere bleibender Organisation annehmen. Das Männchen, ausgezeichnet durch grössere Kraft und Bewaffnung, die es selbst zuweilen ausschliesslich besitzt, wie das Geweih der Hirsche, die Stosszähne des Walrosses u. a. m., ist das Oberhaupt der Familien. Diese können sich bei Heerdentieren und manchen Affen zu grösseren Verbänden vereinigen unter Leitung des stärksten Männchens, das meist mit roher Gewalt sich diesen Vorrang sichert, dafür aber ruhelos wacht über das Wohl der ihm Untergebenen und sein Leben für sie lässt.

In den Insectenstaaten imponierte uns die Kollektivtätigkeit, die sich den Verschiedenheiten der Erfordernisse und der Umgebung jeweilig anpasst und danach die Handlungen einrichtet. Ihre Schwäche liegt in der Züchtung gegenseitiger Abhängigkeit, zuweilen bis ins Extrem.

Das ist bei sozialen Wirbeltieren nicht der Fall. Diese legen dafür aber auch nicht in dem Maasse wie die Insecten Zeugnis dafür ab, dass, gegenüber solitären Tieren, bei den gesellig lebenden, eben durch den Sozialismus, die Intelligenz wächst. Sie tut dies durch Zuwachs von Eindrücken, denn ausser auf die eigenen wird auch auf die Wahrnehmungen der Genossen geachtet und diese werden gegenseitig mitgeteilt. Auch die Ideen müssen bei den sozialen Tieren wachsen, da ihre Gemeinschaft sich aufbaut auf dem Trieb der Brutpflege, auf der Hilfeleistung, auf der Sympathie für die Genossen und der Antipathie gegen andere.

Hier wurzeln auch die Triebe und Leidenschaften des Menschen, bei dem die Instinkte zurücktreten, da er über reichere Mittel zum Erlernen und zur bewussten Tätigkeit verfügt, womit dann auch seine geistige Leistungsfähigkeit steigen musste.

Literatur.

Literaturangabe, die auch nur einigermassen der Bedeutung des Themas und den Verdiensten der zahlreichen Forscher gerecht würde, ist unmöglich zu geben, schon allein des Raumes wegen. Die nachfolgenden Schriften, auf die im Text verwiesen wird, sind nicht immer Quellen-Angaben, häufig nur Schriften, die ein bestimmtes Thema behandeln, weitere Literatur darüber enthalten oder es von anderem Gesichtspunkt als vorliegende Schrift betrachten.

Abel, O., Die Ursache der Asymmetrie des Zahnwalschädels. Sitzber. d. Akad. Wien. naturw. Cl. CXI. 1. 1902.

Derselbe, Über das Aussterben der Arten. Compt. Rend. IX. Congrès intern. Géol. 1903.

Agassiz, A., Reports on the sc. results of the exped. to the eastern trop. Pacific. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard College. XXXIII. 1906.

Andrews, Ch. W., A Monograph of Christmas Island. Brit. Museum 1900.

Aurivillius, C. W. S., Die Maskierung der oxyrrhynchen Decapoden durch besondere Anpassungen ihres Körperbaues. Kgl. Svensk. Vet. Akad. Handl. Bd. 23. Stockholm 1889.

Derselbe, Symbiose als Grund accessorischer Bildungen bei marinen Gastropodengehäusen. Kongl. Svensk Vet. Akad. Handl. Bd. 24. Stockholm 1891.

Barfurth, D., Versuche über die Verwandlung der Froschlarven. Arch. f. micr. Anat. 29. 1887.

Barrett-Hamilton, G. E. H., Observ. on the flight of fishes. Ann. Mag. Nat. Hist. (7). XI. 1903.

Bary, A. de, Die Erscheinung der Symbiose. Strassburg 1879.

Beaufort, L. F. de, Die Schwimmblase der Malacopterygii. Morph. Jahrb. XXXIX. 1909.

Beneden, P. J. van, Commensaux et Parasites. Biblioth. Sc. Internat. IX, Paris 1875.

Bergmann, C. und *Leuckart, R.*, Anatomie und Physiologie. Stuttgart 1855.

Biedermann, W., Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. Jena 1904.

Boas, J. E. V., Über den ungleichen Entwickelungsgang der Salz- und Süsswasserform von Palaemonetes varians. Zool. Jahrb. Syst. IV. 1889.

Bolk, L., De oorzaken en beteekenis d. rechtshandigheid. Geneesk. Bladen (8). X. 1901.

Bongardt, Joh., Beitrag zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. Zeitschr. f. w. Zool. LXXV. 1903.

Bouvier, E. L., La Chlorophylle animale et les Phénomènes de symbiose entre les Algues vertes unicellulaires et les Animaux. Bull. Soc. Philomat. Paris (8) V. 1893.

Branca, W., Fossile Flugtiere und Erwerb des Flugvermögens. Abh. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1908.

Brandt, A., Anatom. u. Allg. ü. d. sog. Hahnenfedrigkeit. b. Vögeln. Z. w. Z. Bd. 48. 1889.

Brandt, K., Über die morphol. u. physiol. Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. Arch. f. Anat. u. Phys. 1882. — Mitt. Zool. Stat. Neapel IV. 1883.

Brandt, K., Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseetieren. Reisebeschr. d. Plankton-Exped. Kiel u. Leipzig 1892.

Derselbe, Die Fauna der Ostsee, insbesondere die der Kieler Bucht. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 1897.

Brauer, A., Tiefseefische der „Valdivia". Anat. Teil. 1908.

Bronn, H. G., Morpholog. Studien üb. d. Gestaltungs-Gesetze d. Naturkörper. 1858.

Brücke, E., Farbenwechsel des amerikanischen Chamäleons. Leipzig 1893.

Buttel-Reepen, H. von, Sind die Bienen „Reflexmaschinen"? Biol. Centralbl. XX. 1900.

Calkin, G. N., The Protozoan Life Cycle. Biol. Bull. XI.

Caullery, M., et *Mesnil, F.*, Recherches sur l'Hemioniscus balani Buchholz. Bull. Sc. d. l. France et d. l. Belgique. T. XXXIV. 1901.

Chun, C., Über die sogenannten Leuchtorgane australischer Prachtfinken. Zool. Anzeiger. 27, 1904.

Collett, Rob., On Latrunculus and Cristallogobius. Proc. Zool. Soc. London 1878.

Credner, R., Die Relictenseen. *Petermann*'s Mitt. Erg.-Heft 89.

Dahl, F., Bewegung fliegender Fische. Zool. Jahrb. V. 1889. Zool. Anz. 1892.

Derselbe, Grundsätze und Grundbegriffe d. biocönot. Forschung. Zool. Anz. 33, 1908,

Derselbe, Ursachen v. Farbe u. Zeichnung in d. Tierwelt. Naturw. Wochenschr. VIII. 1909. p. 638.

Darwin, Ch., The variation of animals and plants under domestication. 1868.

Derselbe, Formation of vegetable mould through the action of worms. London 1881.

Davenport, C. B., Experimental Morphology I and II. 1897, 1899.

Davenport, C. B. and *Castle, W. E.*, On the Acclimatization of Organismus to high temperatures. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. II. 1895.

Dean, Bashford, A case of Mimicry outmimicked? Concerning Kallima butterflies in Museums. Sci. N. S. Vol. XVI. 1902.

Delage et *Hérouard*, La cellule et les Protozoaires. Zool. Concrète I. 1896.

Deninger, K., Über das Fliegen der fliegenden Eidechsen. Naturwiss. Wochenschr. 1910. p. 20.

Dewitz, H., Fortbewegung der Tiere an senkrechten, glatten Flächen vermittelst eines Sekretes. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XXXIII.

Döderlein, L., Über die Erwerbung des Flugvermögens bei Wirbeltieren. Zool. Jahrb. XIV. 1900.

Doflein, F., Über Schutzanpassung durch Ähnlichkeit. Biol. Centralbl. XXVIII. 1908.

Dollo, L., Les lois de l'évolution. Bull. Soc. Belge de Géol. Paléont. VII. 1893.

Dönhoff, Über die mittlere Lebensdauer der Tiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1881. Physiol. Abtlg.

Driesch, H., Die Physiologie d. tier. Form. Ergebn. d. Physiol. V. 1906.

Dubois, R., Anat. et phys. comparées de la Pholade dactyle. Structure, locomotion, tact, olfaction, gustation, vision dermatoptique, photogénie. Avec une théorie générale des sensations. Ann. Univ. Lyon II. 1892.

Dufossé, Recherches sur les bruits et les sons expressifs que font entendre les Poissons d'Europe. Ann. d. Sci. Nat. (5). XIX. Paris 1874.

Ehrmann, S., Das melanotische Pigment und die pigmentbildenden Zellen des Menschen und der Wirbeltiere in ihrer Entwickelung nebst Bemerkungen über Blutbildung und Haarwechsel. Bibliotheca medica II. Heft 6.

Eimer, G. H. Th., Über die Zeichnung der Tiere. I. Säugetiere — Raubtiere. Zool. Anz. 1882. 1883. 1884.

Derselbe, Über die Zeichnung der Tiere. I—VI. Humboldt. 1885—1888.

Emery, C., Was ist Atavismus? Verhandl. Intern. Zool. Congr. 1902. Jena.

Engelmann, Th. W., Über tierisches Chlorophyll. Onderz. Physiol. Lab. Utrecht. (3.) VIII. 1883.

Entz, Géza, Die Farben der Tiere und die Mimicry. Mathemat. u. Naturw. Ber. aus Ungarn. XXIV, XXV. 1908.

Escherich, K., Die Ameise. Braunschweig 1906.

Derselbe, Die Termiten oder weissen Ameisen. Leipzig 1909.

Exner, S., Über das Schweben der Vögel. *Pflüger's* Arch. Bd. 114 u. 117.
Espinas, A., Die tierischen Gesellschaften übers. durch W. Schoesser. Braunschweig 1879.
Faussek, V., Viviparität und Parasitismus. Zool. Anz. 1904.
Fewkes, J. W., On excavations made in rocks by Sea-urchins. American Naturalist XXIV. 1890.
Fischel, A., Über Variabilität und Wachstum des embryonalen Körpers. Morphol. Jahrb. 1896.
Forel, A., Les Fourmis de la Suisse. Zürich 1874.
Derselbe, Psychische Fähigkeiten der Ameisen. München 1901.
Forel, F. A., Le Léman 1—3. 1892—1904.
Frenzel, Joh., Selbstverstümmelung (Autotomie) der Tiere. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. L. Bonn 1891.
Fürbringer, M., Unters. z. Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam 1888. II. Allg. Teil.
Gadeau de Kerville, Henry, Les animaux et les végétaux lumineux. Paris 1890.
Gaupp, E., Üb. d. Rechtshändigkeit d. Menschen. Jena 1909.
Gätke, H., Die Vogelwarte Helgoland. 1900.
Gegenbaur, C., Vergl. Anat. d. Wirbeltiere. Bd. I. 1898.
Giard, A., et *J. Bonnier*, Contributions à l'étude des Bopyriens. Trav. de l'Inst. Zool. de Lille. V. 1887.
Giard, A., La castration parasitaire. Bull. Sc. Dép. du Nord. (2). X. 1887.
Giesbrecht, W., Mitt. über Copepoden. Mitt. Z. Stat. Neapel. XI. 1895.
Gill, Th., Parental care among fresh-water fishes. Smithsonian Rep. 1905.
Girod, P., Tierstaaten übers. durch W. Marshall. Leipzig 1901.
Graber, V., Die Insekten. München 1877. I.
Derselbe, Die äusseren mechanischen Werkzeuge der Tiere. 1886.
Graf, Arn., Über den Ursprung des Pigments und der Zeichnung bei den Hirudineen. Zool. Anz. XVIII. 1895.
Graff, L. von, Organisation d. Turbellaria acoela. Leipzig 1891.
Derselbe, Monographie der Tubellarien (Landplanarien). Leipzig 1899.
Derselbe, Das Schmarotzertum im Tierreich. Leipzig 1907.
Gross, K., Die Spiele der Tiere. Jena 1907.
Gruber, A., Über Amœba viridis Leidy. Zool. Jahrb. Suppl. VII. Jena 1904.
Guldberg, F. O., Die Cirkularbewegung als tierische Grundbewegung, ihre Ursache, Phänomenalität und Bedeutung. Zeitschr. f. Biol. XXXV. 1896.
Guldberg, G. A., Über die morphologische und funktionelle Asymmetrie der Gliedmassen beim Menschen und bei den höheren Vertebraten. Biol. Centralbl. 16. 1896.
Derselbe, Études sur la Dyssymétrie morphologique et fonctionelle chez l'homme et les vertébrés supérieurs. Univers. Festskr. til H. Maj. Oscar. II. 1897.
Gurney, On the comparative age to which birds live. The Ibis (7). V. 1899.
Häcker, V., Der Gesang der Vögel. Jena 1900.
Häcker, V., u. *G. Meyer*, Die blaue Farbe der Vogelfedern. Zool. Jahrb. Syst. XV. 1901.
Hadley, P. B., Regarding the rate of growth of the American Lobster. Biol. Bull. X. 1905/06.
Haeckel, E., Bedeutung und Zusammensetzung der pelagischen Fauna und Flora. Jena 1896.
Derselbe, Natürliche Schöpfungsgeschichte. I und II. 9. Aufl. Berlin 1898.
Hamann, O., Europäische Höhlenfauna. Jena 1896.
Hart Merriam, C., Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants. Nat. Geog. Mag. VI. 1894.
Hay, O. P., On the ejection of blood from the eyes of horned toads. Proc. U. S. Nat. Mus. V. 15. 1892.
Heath, H., The longevity of members of the different castes of Termopsis angusticollis. Biol. Bull. XIII. 1907.

Heincke, Fr., Die Altersbestimmung der Fische. Beteiligung Deutschlands a. d. Internat. Meeresforschung. IV/V. Jahresber. Berlin 1908.
Hensen, V., Physiologie der Zeugung, Ernährung und Fortpflanzung. Handb. Physiol. 2. Leipzig 1881.
Derselbe, Die Bestimmung des Planktons. Ber. d. Comm. wissensch. Unters. d. deutschen Meere. Kiel 1887.
Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. Jena 1898.
Hoek, P. P. C., Beitr. z. Kenntnis der Anatomie d. Cirripedien. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. 1885.
Horvath, Al., Beitr. z. Lehre üb. den Winterschlaf. Würzburg 1878.
Horst, R., Over leven en dood. Leiden 1888.
Houard, C., Les zoocécidies des plantes d'Europe. 2 T. Paris 1908—1909.
Huber, P., Recherch. s. l. moeurs d. fourmis indigènes. 1810 (1861 nouv. édit).
Japha, A., Die Trutzstellung des Abendpfauenauges. Zool. Jahrb. Systemat. Bd. 27. 1909.
Johnson, Herbert P., Lycastis quadraticeps, an hermaphrodite Nereid with gigantic Ova. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. XIV. 6. 1908. p. 371—385.
Issakowitsch, A., Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Biol. Centralbl. 25. 1905.
Issel, Raffaele, Saggio sulla fauna termale italiano. Boll. d. Mus. di Zool. e Anat. comp. d. R. Univ. di Genova. No. 100. 1900.
Derselbe, Studi sulla fauna termale euganea. Boll. d. Mus. di Zool. e Anat. comp. d. R. Univ. di Genova. No. 108. 1901.
Jacobsen, J. P., and *A. C. Johansen*, The changes in specific gravity of pelagic fisheggs and the transportation of same in danish waters. Meddelelser fra Kommissionen for Havundersøgelser ser. Fiskeri. Bd. III. Nr. 2. 1908. Kjöbenhavn.
Jaeger, G., Lehrb. d. allg. Zoologie. I u. II. Leipzig 1876—1878.
Jensen, P., Organische Zweckmässigkeit, Entwickelung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie. Jena 1907.
Kammerer, P., Künstl. Melanismus b. Eidechsen. Centralbl. f. Physiol. 20. 1906.
Keeble, F., and *F. Gamble*, On the presence of mobile fat in the Chromatophores of the Crustacea (Hippolyte varians). Zool. Anz. 27. 1904.
Keeble, Fr., The Yellow-Brown Cells of Convoluta paradoxa. The Quart. Journ. of Microsc. Sc. LII. 1908.
Kerbert, C., Über die Haut d. Reptilien. Arch. f. mikrosk. Anat. XIII. 1877.
Kew, H. W., The dispersal of Shells. Intern. Sci. Ser. 1893.
Klunzinger, C. B., Über Melanismus bei Tieren. Jahresb. Ver. vaterl. Naturkunde. Württemberg 1903.
Knauer, F., Die periodische Häutung der Amphibien und Reptilien. Zool. Anz. II. 1879.
Knoche, E., Beitr. z. Generationsfrage d. Borkenkäfer. Forstwiss. Centralbl. 1904.
Kohlbrügge, J. H. F., Der Atavismus. Utrecht 1897.
Kollmann, J., Überwintern v. europ. Frosch- und Tritonenlarven. Verh. d. Naturf.-Ges. Basel VII. 1883.
Korschelt, E., Versuche an Lumbriciden und deren Lebensdauer im Vergleich mit andern wirbellosen Tieren. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1906.
Kraepelin, K., Die Beziehungen der Tiere zu einander und zur Pflanzenwelt. Leipzig 1905.
Krümmel, Otto, Handbuch der Ozeanographie. I. 1907.
Kükenthal, W., Fliegen der Fische. Abh. Senckenberg. nat. Ges. XXII. 1896.
Derselbe, Die marine Tierwelt des arktischen und antarktischen Gebietes. Institut f. Meereskunde etc. Heft 11. 1907.
Derselbe, Über die Ursache der Asymmetrie des Walschädels. Anat. Anz. XXXIII. 1908.
Künkel, K., Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken. Zool. Anz. XXVI. 1903.
Derselbe, Vermehrung und Lebensdauer der Nacktschnecken. Verb. d. Deutsch. Zool. Ges. 1908.

Landois, H., Tierstimmen. Freiburg 1874.
Lang, A., Über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere. Jena 1888.
Legal, E., und *P. Reichel*, Über die Beziehungen der Grösse der Flugmuskulatur sowie der Grösse und Form der Flügelfläche zum Flugvermögen. Ber. d. naturw. Sekt. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1879.
Lehnert, G. H., Beobachtungen an Landplanarien. Arch. f. Naturgesch. 57. Jahrg. Berlin 1891.
Leuckart, R., Zeugung in *Wagner*'s Handwörterb. d. Physiol. 1853.
Lillie and *Knowlton*, On the effect of temperature on the development of animals. Zool. Bull. I. 1898.
Linden, Gräfin M. von, Die ontogenetische Entwickelung der Zeichnung unserer einheimischen Molche. Biol. Centralbl. 20. 1900.
Dieselbe, Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren. 1. Die gelben und roten Farbstoffe der Vanessen. Arch. ges. Physiol. Bd. 98. 1903.
Dieselbe, Die Veränderungen des Körpergewichtes bei hungernden Schmetterlingen. Biol. Centralbl. XXVII. 1907.
List, Th., Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden. Morph. Jahrb. Bd. 22. Leipzig 1895.
Lloyd Morgan, C., Instinkt und Gewohnheit. Leipzig u. Berlin 1909.
Loeb, Jaq., A contribution to the Physiology of coloration in Animals. Journ. Morph. VIII. 1893.
Derselbe, Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.
Derselbe, Über Heliotropismus und die period. Tiefenbewegungen pelag. Tiere. Biol. Centralbl. 1908.
Lohmann, H., Das Gehäuse der Appendicularien, sein Bau, seine Funktion und seine Entstehung. Schr. naturw. Verein f. Schleswig-Holstein. Bd. II. 1899.
Derselbe, Über die Quellen der Nahrung der Meerestiere und *Pütter*'s Untersuchungen hierüber. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Bd. II. 1909.
Lönnberg, E., On the adaptations to a molluscivorous diet in Varanus niloticus. Arkiv Zool. I. 1903.
Lubbock, J., Ameisen, Bienen und Wespen. Leipzig 1883.
Ludwig, H., Notiz über Brutpflege bei Echinodermen. Zool. Anz. 27. 1904.
Maas, O., Die craspedoten Medusen der Siboga-Expedition 1906.
Derselbe, Lebensbedingungen und Verbreitung der Tiere. Leipzig 1907.
Mac Gillavry, T. H., Les dents incisives du Mus decumanus. Arch. néerl. sc. exact. et nat. X. 1875.
Mandoul, H., Recherches s. les colorations tégumentaires. Ann. Sc. nat. Zool. S. 8. Archiv T. XVIII. 1903.
Marey, E. J., La machine terrestre. 1873.
Derselbe, Le Vol des oiseaux. Paris 1890.
Marshall, W., Autotomie. Sitzb. naturf. Ges. Leipzig 15. u. 16. Jahrg. 1890.
Martens, E. v., Über die Verbreitung der europ. Land- und Süsswassergasteropoden. Württemb. naturw. Jahreshefte XI. 1855.
Derselbe, Über einige Fische und Crustaceen der süssen Gewässer Italiens. Arch. f. Naturgesch. 23. 1857.
Mehnert, E., Kainogenesis. Jena 1897.
Derselbe, Biomechanik. Jena 1898.
de Meyere, J. C. H., Über *Jacobson*'s Züchtungsversuche bezügl. d. Polymorphismus von Papilio Memnon ♀ und über d. Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre III. 1910.
Meisenheimer, J., Die tiergeographischen Regionen des Pelagials auf Grund der Verbreitung der Pteropoden. Zool. Anz. 29. 1906.
Derselbe, Experiment. Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Jena 1909.
Metchnikoff, E., Essais optimistes. Paris 1907.
Minkiewicz, R., Versuch einer Analyse des Instinkts. Zool. Jahrb. Abt. f. Systematik. XXVIII. 1909.

Minot, Ch. S., On certain phenomena on growing old. Proc. Amer. Assoc. advanc. Sc. XXXIX. 1890.

Derselbe, Über die Vererbung und Verjüngung. Biol. Centralbl. XV. 1895.

Möbius, K., Die Austern und die Austernwirtschaft. Berlin 1877.

Derselbe, Die Bewegung der fliegenden Fische. Z. wiss. Zool. Suppl. XXX. 1878.

Derselbe, Das Sterben der einzelligen und der vielzelligen Tiere. Biol. Centralbl. IV. 1884.

Mohnike, O., Über das Vermögen verschiedener Säugetiere, sich mittelst d. atmospärischen Druckes an glatten, mehr oder weniger senkrechten Flächen festhalten und aufwärts bewegen zu können. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 32. 1879.

Müller, J., Beobachtungen über die Gesetze und Zahlenverhältnisse der Bewegungen in den verschiedenen Tierklassen mit besonderer Rücksicht auf die Bewegung der Insekten und Polymerien. Isis. 1822. Heft 1.

Murray, J., On the deep and shallow-water marine fauna of the Kerguelen Region of the great southern ocean. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. 38. 1896.

Nathansohn, A., Über die Bedeutung vertikaler Wasserbewegungen f. d. Produktion des Planktons im Meere. Abhandl. d. Math.-Phys. Kl. d. Königl. sächsisch. Ges. d. Wiss. Nr. V. Bd. XXIX. Leipzig 1906.

Niemiec, J., Recherch. s. les ventouses dans le règne anim. Recueil Zool. Suisse II. 1885.

Nussbaum, M., Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. microsc. Anat. XVIII, 1880.

Derselbe, Üb. Teilbarkeit d. lebendig. Materie. I. Arch. microsc. Anat. XXVI. 1886.

Derselbe, Beiträge z. Lehre v. d. Fortpflanzung u. Vererbung. Arch. f. microsc. Anat. XLI. 1893.

Derselbe, Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. microsc. Anat. XLIX. 1897.

Derselbe, Zur Parthenogenese bei den Schmetterlingen. Arch. f. microsc. Anat. LIII. 1898.

Derselbe, Innere Secretion und Nerveneinfluss. Ergebn. d. Anatomie v. *Merkel* u. *Bonnet*. XV. 1906.

Ortmann, A. E., Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena 1896.

Derselbe, Über Bipolarität in der Verbreitung mariner Tiere. Zool. Jahrb. Syst. Bd. IX. 1897.

Derselbe, Über die gegenseitigen Beziehungen der arktischen und antarktischen Fauna. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. Bd. 9. 1899.

Osborn, H. F., The causes of extinction of Mammalia. The American Naturalist. Vol. XL. 1906.

Ostwald, Wa., Theorie der Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen. Arch. f. Phys. Bd. 95. Bonn 1903.

Oudemans, J. Th., De Nederlandsche Insecten. s' Gravenhage 1900.

Derselbe, Etude sur la position de repos chez les Lépidoptères. 1903.

Palmén, J. A., Üb. d. Zugstrassen d. Vögel. 1876.

Pelseneer, P., Sur le degré d'eurythermie de certaines larves marines. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique (Cl. d. sc.) No. 5. 1901.

Derselbe, L'origine des animaux d'eau douce. Bull. Acad. Belgique 1906.

Perrier, E., Les colonies animales. Paris 1881.

Peter, Karl, Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwickelung bei erhöhter Temperatur. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. 20. 1905.

Pettigrew, J. B., Ortsbewegung d. Tiere. Intern. wiss. Bibliothek. 1875.

Pfeffer, G., Versuch über die erdgeschichtliche Entwickelung der jetzigen Verbreitungsverhältnisse unserer Tierwelt. Hamburg 1891.

Derselbe, Üb. d. gegenseitig. Beziehungen d. arktischen u. antarkt. Fauna. Verh. Deutsche Zool. Ges. 1899.

Pflüger, E. F. W., Die teleologische Mechanik d. lebend. Natur. Bonn 1877.

Pictet, Arn., Observation sur le sommeil chez les insectes. Arch. Physiol. III. No. 12. 1904.

Piepers, M. C., Mimicry, Selection, Darwinismus. 1903.
Plate, L., Über den Habitus und die Kriechweise von Coecum auriculatum Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1896.
Derselbe, Darwinsches Selectionsprinzip. Leipzig 1908.
Pohl, J., Das Haar. 5. Aufl. 1902.
Pouchet, G., Changements de Coloration sous l'influence des nerfs. Paris 1876.
Poulton, Edw. B., The colours of animals: their meaning and use. Intern. Sc. LXVIII. 1890.
Pütter, Ernährung der Wassertiere. Zeitschr. f. Phys. Bd. 7. 1907.
Derselbe, Der Stoffhaushalt des Meeres. Ibid.
Raehlmann, E., Zur vergleichenden Physiol. des Gesichtssinnes. Jena 1907.
Reuleaux, F., Kinematik im Tierreich. — Beziehungen der Kinematik. Bd. II. 1900.
Ribbert, H., Beitr. z. norm. u. patholog. Anat. d. Wurmfortsatzes. Arch. f. path. Anat. 132. 1893.
Rina, S. C., et *Achille Monti*, Osservazioni su le Marmotte ibernanti. Rendiconti del R. Ist. Lomb. di sc. e lettr. (2). XXXIII. 1900.
Roedel, Hugo, Über das vitale Temperaturminimum wirbelloser Tiere. Halle 1881.
Rosa, D., Die progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung der Arten. Jena 1903.
Rosenberg, A., Üb. d. Entw. d. Extremitätenskeletts. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. XXIII. 1873.
Rosenberg, E., Über Umformungen an den Incisiven der zweiten Zahngeneration des Menschen. Morph. Jahrb. XXII. Leipzig 1895.
Roux, W., Entwickelungsmechanik der Organismen. Leipzig 1905.
Rutter, Cl., Natural history of the Quinnat Salmon. Bull. U. S. Fisch. Comm. XXII. (1902.) 1904.
Rynberk, G. van, Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere. Ergebn. d. Physiol. V. Wiesbaden 1906.
Scharff, R. F., The history of the European Fauna. 1899.
Derselbe, Some remarks on the Atlantis Problem. Proc. Roy. Irish. Acad. XXIV. 1903.
Schewiakoff, W., Üb. d. Ursache d. fortschreitenden Bewegung d. Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58, 1894.
Schiemenz, P., Parasitische Schnecken. Biol. Centralbl. IX. 1889.
Schultz, E., Über Verjüngung. Biol. Centralbl. XXV. 1905.
Schultze, O., Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. f. microsc. Anat. LXIII. 1903.
Scott, W. B., On variations and mutations. Amer. Journ. Sc. (3) vol. 48. 1894.
Semon, R., Die Mneme. 2. Aufl. Leipzig 1908.
Semper, K., Existenzbedingungen der Tiere. Leipzig 1880.
Simroth, H., Bewegung unserer Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle der Limax cinereo-niger. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXVII. Suppl.
Derselbe, Bewegung und Bewegungsorgan der Cyclostoma elegans und der einheimischen Schnecken überhaupt. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXVI. Suppl.
Derselbe, Die Entstehung der Landtiere. Leipzig 1891.
Derselbe, Über die einfachen Farben im Tierreich. Biol. Centralbl. 16. 1896.
Derselbe, Abriss der Biologie der Tiere. I, II. Leipzig 1901.
Derselbe, Über einige Folgen des letzten Sommers f. d. Färbung v. Tieren. Biol. Centralbl. XXV. 1905.
Sluiter, C. Ph., Over eenige nieuwe en minder bekende gevallen v. aanpassing en samenleving v. sommige dieren v. Javas kust. Nat. Tijdschr. Ned. Indie. XLVII 1887.
Derselbe, Ein merkwürdiger Fall von Mutualismus. Zool. Anz. 11. 1888.
Derselbe, Holothurien d. Siboga-Expedition. Leiden 1901.
Derselbe, Die Sipunculiden und Echiuriden der Siboga-Exped. Leiden 1902
Derselbe, Exped. antarctique. française. Tuniciers 1907.
Sørensen, W., Lydorganer hos Fiske. Kjøbenhavn 1884.

Sørensen, Are the extrinsic muscles of the air-bladder in some Siluroidea and the „elastic spring"-apparatus of others subordinate to the voluntary production of sounds? Journ. Anat. Phys. 1894. 1895.

Spengel, J. W., Die Häutung des Erdsalamanders. Zool. Jahrb. (Systemat.) V. 1892.

Derselbe, Betracht. üb. d. Architektonik d. Tiere. Zool. Jahrb. Suppl. VIII. 1905.

Derselbe, Die Monozootie der Cestoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXII. 1905.

Standfuss, M., Die Beziehungen zwischen Färbung und Lebensgewohnheit bei den paläarktischen Grossschmetterlingen. Vierteljahrsschr. Naturf.-Gesellsch. Zürich 1894.

Steche, Otto, Die Leuchtorgane von Anomalops katoptron und Photoblepharon palpebratus. Leipzig 1909.

Stephan, P., L'hermaphrodisme chez les vertébrés. Marseille 1901.

Steuer, A., Die Entomostrakenfauna der alten Donau bei Wien. Mit einem Anhang: Zur Frage über Ursprung und Verbreitung der Entomostrakenfauna des Süsswassers. Zool. Jahrb. (Syst.) 15. 1901.

Strasser, H., Ortsbewegung der Fische. Stuttgart 1882.

Derselbe, Über den Flug der Vögel. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XIX. N. F. XII. 1885.

Stromer, E., Fossile Wirbeltier-Reste aus dem Uadi Fâregh und Uadi Natrum in Ägypten. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. 29. II. 1905.

Summer, F. B., The osmotic relations between fishes and their surrounding medium. Biolog. Bullet. X. 1905/1906.

Thiele, Joh., Über die Ausbildung der Körperform der Gastropoden. Arch. f. Naturgesch. 1901.

Thienemann, A., Das Vorkommen echter Höhlen- und Grundwassertiere. Arch. f. Hydrobiologie. IV. 1908.

Thompson, d'Arcy W., On a supposed resemblance between the marine faunas of the arctic and antarctic regions. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 22. 1898.

Tissot, R., Ameisennester. Naturw. Wochenschr. 1907.

Toldt, K. jun., Asymmetrische Ausbildung der Schläfenmuskeln bei einem Fuchs infolge einseitiger Kautätigkeit. Zool. Anz. 29. 1906.

Tornier, G., Entstehung u. Bedeutung d. Farbekleidmusters b. Eidechsen u. Schlangen. Sitzb. Akad. Wiss. Berlin 1904.

Derselbe, Experimentelles üb. Erythrose u. Albinismus d. Kriechtierhaut. Sitzb. Ges. naturf. Freunde Berlin 1907.

Tower, Observ. on the Changes in the hypodermis and cuticula of Coleoptera during ecdysis. Biol. Bull. X. 1906.

Urech, F., Beobachtungen über die verschiedenen Schuppenfarben und die zeitliche Succession ihres Auftretens (Farbenfelderung) auf den Puppenflügelchen von Vanessa urticae und Jo. Zool. Anz. 14. 1891.

Verhoeff, C. W., Über Doppelmännchen bei Diplopoden. Zool. Anz. 23. 1900.

Versluys, J., Salamander u. d. ursprüngl. vierbeinigen Landwirbeltiere. Naturwiss. Wochenschr. 1909. p. 33.

Vosseler, J., Beitr. zur Faunistik u. Biologie d. Orthopteren Algeriens. Zool. Jahrb. Syst. XVII. 1903.

Derselbe, Die Gattung Myrmecophana Brunner. Zool. Jahrb. Syst. XXVII. 1908.

Wallace, A. R., Darwinismus. London 1889.

Derselbe, Nat. Selection and tropical nature. London 1891.

Wasmann, E., Termitoxenia, ein neues flügelloses physogastres Dipterengenus. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXVII 1900 u. LXX 1901.

Derselbe, Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen und Termitengästen. Biol. Centralbl. XXIII. 1903.

Derselbe, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 2. Aufl. Stuttgart 1908.

Weber, Max, Anatom. über Trichonisciden. Beitr. z. Frage n. d. Bedeut. d. Chromatophoren, Pigmente etc. Arch. micr. Anat. 19. 1881.

Derselbe, Üb. einige neue Isopoden d. Niederländ. Fauna. Ein Beitr. z. Dunkelfauna. Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. V. 1882.

Weber, Max, Über eine Cyanwasserstoffsäure bereitende Drüse. Arch. f. microsc. Anat. Bd. 21. 1882.

Derselbe, Süsswasser-Crustac. d. Ind. Archip. nebst Bemerk. üb. d. Süsswasserfauna. im Allg. Zool. Ergebn. Reise Niederl. Ost-Indien. II. 1891

Derselbe, Zur Kenntnis d. Süsswasserfauna v. Südafrika. Zool. Jahrb. Systemat. X. 1897.

Weber, Max, et *Mme. A. Weber, van Bosse*, Quelques cas nouveaux de Symbiose. Zool. Ergebn. einer Reise in Niederl. Ost-Indien. Heft 1. Leiden 1890.

Weber, van Bosse (Mme. A.), Étude sur les Algues parasites des Paresseux. 1887. Holl. Maatsch. d. Wetensch. Haarlem (2) V.

Weismann, A., Über die Dauer des Lebens. Jena 1882.

Derselbe, Über Leben und Tod. Jena 1884.

Derselbe, Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centralbl. IV. 1885.

Werner, F., Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbeltiere. Zool. Jahrb. System. VI. 1892, VII. 1894.

Wiedersheim, R., Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biol. Centralbl. 20. 1900.

Derselbe, Über das Altern der Organe in der Stammesgeschichte des Menschen und dessen Einfluss auf krankhafte Erscheinungen. Polit. anthropol. Revue II. 1903.

Wood, J. G., Homes without hands. London 1865.

Zenneck, J., Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. LVIII. 1894.

Derselbe, Die Zeichnung der Boiden Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 64. 1898.

Ziegler, H. E., Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1907.

Register.